

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
МОСКОВСКОЕ ОБЩЕСТВО ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

Г. Н. ЗАЙЦЕВ

ОПТИМУМ  
И НОРМА  
В ИНТРОДУКЦИИ  
РАСТЕНИЙ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»  
МОСКВА 1983

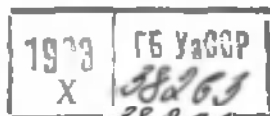
Зайцев Г. Н. Оптимум и норма в интродукции растений. М.: Наука, 1983.

В книге излагаются теоретические и практические результаты многолетних исследований оптимума и нормы, впервые полученные в применении к морфологическим, физиологическим, биогеографическим и другим признакам и свойствам растений. Обобщено большое число фактов взаимосвязей признаков и оптимума, относящихся к практике выращивания сельскохозяйственных, плодовых, декоративных и других растений.

Книга предназначена для ботаников широкого профиля и агротехников.

Рис. 63, табл. 55, библи. 344 назв.

Ответственный редактор  
член-корреспондент АН СССР  
П. И. ЛАПИН



## ВВЕДЕНИЕ

Нами было проведено изучение двух основных, тесно связанных между собой вопросов: а) оптимальности в жизненных функциях высших растений и б) типичности и нормы в биологии с разработкой объективного количественного метода их определения.

В процессе исследований были широко применены методы математической статистики, поэтому попутно в качестве методологического вопроса изучены возможности и результативность применения некоторых математических методов в экспериментальной ботанике и фитогеографии.

Исследования в этой области начаты в 1951 г. и в основном были выполнены во время работы в Ботаническом институте АН СССР (Ленинград) и Главном ботаническом саду АН СССР (Москва).

По нашему мнению, проблема оптимальности является центральной, ведущей и в будущем призвана влиять на структуру биологии как науки. Наряду с проблемой эволюции любые вопросы и аспекты научных исследований в биологии по мере их дальнейшего теоретического углубления так или иначе становятся связанными с этими двумя кардинальными проблемами. Велико значение принципа оптимальности и в практическом отношении, как при географическом размещении культивируемых растений, так и при регулировании соотношения роста и развития их органов.

В данной работе в основном решались следующие три задачи.

1. Разработка теоретических и методических вопросов оптимума с применением корреляционного анализа взаимосвязей процессов роста, развития и продолжительности жизни у растений.

2. Изучение фитогеографического и хронологического оптимума в связи с интродукцией растений.

3. Изучение нормы и типичности и разработка методов определения их количественных границ у интродуцентов.

Проблема оптимума в соответствии с этими задачами рассматривается в трех аспектах: 1) автооптимизация в комплексе некоторых важнейших морфологических и физиологических признаков в онтогенезе растений (глава 1); 2) роль и практи-

ческое применение оптимума при географических перемещениях растений, что приводит к обоснованию понятия пространственного, фитогеографического или биогеографического оптимума (глава 2); 3) явления оптимума во времени, обоснование понятия хронологического оптимума и его демонстрация на фенологическом материале по двум основным жизненным формам растений: древесным и травянистым многолетникам (см. главу 2). Эти три сферы действия оптимума во многих случаях прямо или косвенно взаимосвязаны, в зависимости от конкретных условий произрастания и происхождения растений.

Проблема оптимальности, рассматриваемая в данной работе, является продолжением некоторых работ других авторов в этом направлении, с той разницей, что здесь она впервые изучается в связи с интродукцией растений и с применением математических методов.

Первый аспект изучения оптимума относится к явлениям компенсационной, или возмещающей, изменчивости, как иначе можно назвать тему главы 1. Исследование этих явлений может помочь найти новые пути для направленного повышения урожайности вегетативной или репродуктивной массы растений, установить экономически целесообразное оптимальное соотношение между продолжительностью жизни культурных растений и их производительностью, выделить и усилить ту функцию растения, развитие которой наиболее важно для конкретного случая практики, облегчает понимание взаимосвязей в комплексе признаков организма, создает возможности регулирования количественных соотношений между признаками. Регулирование соотношения между процессами роста и развития может производиться соответствующими агротехническими мероприятиями в онтогенезе, а также селекционным путем при создании сортов с нужными качествами. Для селекционной работы важно знать закономерности взаимосвязей между признаками, что поможет выбрать верное направление селекции. Если, например, ведется отбор для получения сорта с крупными цветками, то полезно иметь в виду, что изменение диаметра цветка может зависеть и от высоты растения (см. главу 1).

Теоретическая сторона явлений изменчивости разрабатывалась до сих пор в основном для наследственных изменений, изучение которых составляет главный объект генетики. Ненаследственные же изменения не привлекали достаточного внимания исследователей, по-видимому, в силу распространенного мнения о случайности этих изменений. Однако, как будет видно далее в главе 1, ненаследственные изменения не лишены своих закономерностей, имеющих важное практическое значение. Поэтому они вправе служить объектом детальных исследований, которые могут составить самостоятельную отрасль генетики в качестве учения о ненаследственных или модификационных изменениях организмов. Случайности не исключают закономерности, а, напротив, создают ее, если повторяются в достаточном

количестве. Поэтому основной особенностью модификационной генетики, очевидно, должно быть то, что в ней значительно более широко и углубленно, чем в общей генетике, должны применяться вероятностные методы подхода к изменчивости в силу большей доли случайности в ее процессах.

Несмотря на лучшее знание законов наследственных, чем ненаследственных законов изменчивости, возможности управления наследственными признаками растений в настоящее время практически сильно ограничены, тогда как модификационные изменения, в том числе компенсационные, значительно более доступны контролю. Многие примеры этого будут приведены в главе 1. По сути дела, возможности управления жизнью растений в настоящее время ограничены лишь модификационными изменениями, и то в небольшой степени, из-за незнания закономерностей этих изменений. Модификационная изменчивость присуща всегда и всем организмам. Поэтому ее использование в народном хозяйстве весьма перспективно. Прибегая к аналогии, можно сказать, что постоянные ненаследственные колебания уровня наследственности после их изучения могут быть также эффективно использованы, как и приливно-волновая энергия колебаний уровня морей и океанов.

Понятие фитогеографического оптимума (глава 2) в практическом его применении наиболее тесно связано с интродукцией растений. В этой области приложения теории оптимума также более очевидна роль исходной теоретической предпосылки в связи с приносимыми ею результатами. В связи с этим уместно рассмотреть современное состояние отечественной интродукции растений. Теоретические положения, применяемые в качестве рабочих гипотез при интродукции растений, в настоящее время остаются еще довольно противоречивыми, несмотря на значительный сдвиг в сторону признания большой и определяющей роли наследственности при выживании растений в новых условиях среды. До этого в нашей стране поддерживалась версия, по которой растения могут акклиматизироваться в пределах практически приемлемого срока, при переносе их из одного климата в другой, благодаря тому, что при этом можно будто бы переделать или приспособить природу данного растения к новым условиям среды. Эта ошибочная гипотеза, основанная главным образом на предвзятом мнении о неограниченном могуществе человека в области переделки природы и на недоказанной предпосылке о сильной пластичности свойств растения, к сожалению, была использована с самого начала без достаточного научного обоснования и не подтвердилась впоследствии.

В истории почти всех культурно развитых стран, начиная с эпохи великих географических открытий в средних веках, были периоды большого увлечения акклиматизацией. Особенностью этих периодов является их непродолжительность, недолговечность создаваемых акклиматизационных учреждений и соответствующих органов печати ввиду наступавшего затем разочаро-

вапия в возможностях акклиматизации как растений, так и животных и установления факта полной непригодности ее для хозяйственных целей. В дальнейшем уроки прошлого часто забывались и периоды усиления акклиматизационной деятельности кое-где повторялись заново, как и прежде без видимых практических результатов. Главными причинами повторения безуспешной интродукции одних и тех же видов было отсутствие теоретических обобщений и сводок опыта интродукции в соответствующих учреждениях, а также оторванность большинства акклиматизационных опытов от общего русла науки. Основной постулат ошибочной теории интродукции, ныне постепенно уходящий в прошлое, заключается в том, что растение при переносе в новые неблагоприятные условия среды начинает изменять некоторые свои наследственные свойства и в конце концов приспособляется к другому климату. При этом перестройку организма не связывали с уменьшением жизнеспособности и ухудшением его общего состояния или отдельных свойств. В результате интродукции действительно нередко наступают изменения физиологических функций организма, например интенсивности метаболизма, репродукционной способности, силы роста, продолжительности жизни, сроков наступления фаз и других, главным образом физиологических и морфологических признаков вегетативной части. Однако, с нашей точки зрения, перечисленные изменения являются не показателями акклиматизации, а патологическими отклонениями от видовой нормы, вызванными не соответствующими ей значениями факторов новых условий среды. Растения с нарушенным состоянием своих физиологических функций тем не менее могут существовать довольно долго. Такое длительное постепенное умирание некоторых интродуцентов в ботанических садах нередко квалифицируют как сверхживущую акклиматизацию, не принимая во внимание подчас ни жалкий вид экзотов, ни сравнительно малый срок их испытания, если учитывать значительную продолжительность жизненного цикла большинства многолетников. Весь практический опыт интродукционной деятельности, в том числе в нашей стране, убедительно показал несостоятельность гипотезы быстрой акклиматизации растений как метода изменения некоторых свойств наследственного комплекса признаков вида. Всеми несомненными успехами интродукции мы обязаны исключительно принципу подобия условий среды в первичном и вторичном ареалах и потенциальным геотипическим возможностям вида, определяющим амплитуду изменчивости соответствующих признаков.

Некоторые более или менее удачные результаты интродукции можно объяснить тем, что вторичный ареал уже некогда входил в первичный ареал вида или потенциально может в него входить по своим эколого-географическим условиям.

При этом почти всегда отмечается сильное снижение качества продукта, получаемого от интродуцента, по сравнению с тем, который он дает в своем естественном ареале.

В данной работе не ставится целью рассматривать все ошибочные положения теории интродукции растений или дать завершенную ее теорию. Однако в связи с очевидной несостоятельностью теории акклиматизации становится своевременным вопрос о необходимости изменения точки зрения в первую очередь на существование приемлемого по скорости акклиматизационного процесса. При выборе объектов интродукции в современной практике нередко руководствуются принципом климатических аналогов, который несмотря на высокую практическую эффективность, вызывает возражения по сути его теоретического обоснования. Метод климатических аналогов Г. Майра включает понятие оптимума, однако без достаточно ясной связи его с интродукцией как процессом, вследствие чего роль оптимума в рассматриваемой проблеме не получает надлежащего места. В проблеме интродукции, рассматриваемой с точки зрения климатических аналогов доминантой, или определяющим моментом, считается подобие комплексов внешних экологических условий в первичном и вторичном ареалах, а требования самого растения учитываются лишь косвенно, через интуитивно понимаемую корреляционную связь с внешними условиями. Действительно, требования растений и экологические условия мест, где они произрастают, в результате эволюционного взаимодействия этих двух сторон видообразования в общем достаточно хорошо соответствуют друг другу. Однако это отнюдь не означает, что все без исключения растения данной флоры находятся здесь в своем оптимуме и что любое растение, перенесенное из одной области в другую, с достаточно схожими климатом и почвами, будет там нормально расти и плодоносить. Некоторые растения не удается натурализовать при переносе даже на сравнительно небольшое расстояние от места их естественного обитания, наблюдаются также и обратные случаи. Отсюда следует, что гарантированные результаты интродукции может обеспечить лишь знание величин оптимума жизнедеятельности во время прохождения основных фаз онтогенеза у конкретных экотипов вида. Очевидно, что величины главных экологических факторов, требуемые для состояния оптимума, на разных фазах онтогенеза и при изменении возраста особи будут различными, что усложняет проблему, но не делает ее неразрешимой. Метод климатических аналогов, однако, полностью сохраняет свою практическую значимость при выборе объектов интродукции, так как дает приблизительные указания на величины экологических факторов, близких к оптимуму для данных видов. В соответствии с теорией оптимума при выборе объектов интродукции следует определить границы оптимума по ведущим экологическим факторам у отдельных намеченных видов в их естественном ареале и сопоставить полученные данные с климатом места интродукции. Таким образом, центр тяжести исследований при этом переносится непосредственно на само растение, а не на изучение климата, истории данного рода, хотя по-

следние указанные факторы, конечно, также должны приниматься во внимание. Необходима также разработка количественных методов оценки соответствия данных условий фазам онтогена интродуцентов и конкретных способов приложения результатов фенологических наблюдений к интродукционным исследованиям. Требуется пересмотра также точка зрения на сущность изменений, которые происходят при переносе растений. Интродукция растений, как научной дисциплине, должно быть отведено место в биогеографии, определяющееся в основном ее очевидной связью с ней; экспериментальной частью биогеографии было бы правильно считать интродукцию как растений, так и животных.

В качестве теоретической основы при изучении биологических явлений, происходящих в результате интродукции, следует принять теорию оптимума и нормы. Эти понятия полно и правдоподобно объясняют биогеографические, в том числе интродукционные, феномены и, несомненно, создают наиболее перспективную и плодотворную методологическую основу в биологии. Особо важное значение понятий оптимума и нормы состоит в том, что они восполняют ту недостающую часть исходной теоретической базы, которая позволяет применять на ее основе количественные методы и, таким образом, сделать новый качественный переход в методологии исследований.

Проблема нормы, известная еще в древности, до сего времени не решена для практического применения главным образом из-за разноречивого понимания ее сущности и отсутствия методов количественного определения. Существуют различные толкования понятия нормы, все они могут быть разделены на две группы. В одну из них входят те, согласно которым норма — это результат взаимодействия большого числа факторов, причем нередко весьма различных или субъективных по своему происхождению. Авторы этих трактовок в итоге прямо или косвенно приходят к тому выводу, что норма может быть найдена лишь путем соглашения, становясь таким образом на путь конвенционализма, направления, характерного вообще для малоизученной или весьма гетерогенной по составу входящих в нее вопросов проблемы. Ко второй группе воззрений относятся те, в основе которых лежат хотя и различные по своей правдоподобности, но более определенные теоретические предпосылки. Среди последних наиболее близки теме данного исследования те, которые затрагивают количественные стороны вопроса о норме. Мнения этой последней группы авторов расходятся в основном по двум направлениям. Одни из них считают, что норма — это среднестатистическое значение признака, видимо имея в виду среднюю арифметическую. При таком количественном понимании нормы, естественно, трудно найти достаточное число объектов, удовлетворяющих этому пониманию нормы, так как большинство или заметная часть объектов, составляющих данную совокупность, должны быть для него типичной, или нормаль-



лой, частью, отличаясь от меньшей части существенных отклонений, апомалий или исключений. Другие авторы справедливо считают, что, кроме среднестатистической величины, в норму должна входить и некоторая часть отклонений от нее, но при этом они обходят вопрос о том, что представляет собой эта часть отклонений и по какому принципу она должна определяться. Между тем должно быть ясно, что, пока мы не знаем количественных границ нормы, т. е. где она должна начинаться и кончатся, до тех пор понятие нормы будет неопределенным и поэтому лишенным теоретического и еще в большей степени — практического значения.

В соответствии с изложенным в главе 3 дается наше представление о количественном содержании и границах нормы, определяемых средним квадратическим отклонением в пределах одного признака и величиной среднего нормированного отклонения, равной  $\pm 1\sigma$ , в совокупности признаков, что показано на достаточно большом числе примеров из ботанической практики.

Что касается методологического вопроса работы, то следует принять во внимание некоторые исторические стадии математизации научных знаний. В силу общей закономерности развития наук, которая выражается в неизбежной смене периода накопления фактов или описательного (идиографического) — номографическим периодом, в котором факты обобщаются и создается теоретическая, основная часть науки, биология начинает вступать во второй период своего развития [Терентьев, 1946]. В номографическом периоде развития наиболее важное методологическое значение приобретает логика и затем, как естественное следствие, — математика, которая во многом есть формализованное и концентрированное выражение логики.

По свидетельству П. Лафарга [1925], К. Маркс в математике находил применение диалектического метода в наиболее абстрактной и, следовательно, простейшей форме и считал, что наука только тогда достигнет высокой степени развития, когда будет опираться на математику.

В результате изучения философских проблем современной биологии выявляется, что в дальнейшем развитии наук и при расширении их связей наступит биологическая эра, что вызывает особую необходимость создания теоретической биологии [Чепиков, 1976], причем критерием теоретичности науки считается степень применения в ней математического аппарата.

Важно также отметить, что массовое применение математических методов в любой науке влечет за собой улучшение общего методического уровня исследований и повышает требовательность к полноте и качеству исходных данных. Одновременно в результате соответствующего опыта применения исследователи неизбежно приходят к выводу, что математическая обработка — достойное завершение лишь методически безупречного эксперимента. Поэтому очевидна также и обратная связь, а именно, что массовое применение математических методов в исследователь-

ской работе возможно только при определенном минимуме теоретического потенциала и достаточно высоком методологическом уровне конкретной отрасли науки. Применению математических методов в обработке опытных данных нередко способствует также достаточно ответственное отношение исполнителя к своей работе, так как первоочередным критерием качества научных фактов служит их объективно оцененная достоверность. В соответствии со сложными многофакторными связями подчас трудно разграничимых и широко варьирующих комплексов признаков и стохастических процессов в биологии наибольшее распространение получили методы, основанные на вероятностном математическом аппарате, который соответствует более универсальному подходу к явлениям природы по сравнению с детерминистической методологией. Г. А. Югай [1976] также считает, что взаимодействие больших масс биологических особей внутри вида и популяции приобретает сложный статистически-вероятностный характер, составляя тем самым объективную основу применения статистических методов исследования, успешное применение которых свидетельствует о новом этапе развития формальных методов и теории, а следовательно, о единстве содержательного и формального в современной биологии.

Сторонники все более становящегося архаичным мнения о принципиальной невозможности применения математических методов в живой природе, неуместно применяя лозунг борьбы с механицизмом в науке и прикрываясь правильным, но не относящимся в данном случае к делу тезисом о специфичности биологической формы движения материи, вносят в науку элементы агностицизма. Они считают явления живой природы познаваемыми в меньшей степени, чем мертвой, так как полагают, что для живой природы невозможно предвидеть качественные изменения в их количественном выражении [Хильми, 1957].

К настоящему времени основной частью творчески работающих исследователей уже осознана необходимость применения математических методов в биологии и овладения началами биометрии по руководствам, излагающим главным образом методы математической статистики. Однако на этом процессе методологического сближения биологии и биометрии не заканчивается, а лишь начинается.

Дальнейший путь их совместного развития связан с кропотливым трудом по накоплению опыта в решении биологических задач математическими методами. Этот путь ведет к созданию в будущем теоретической биологии, основой которой станет возникающая — биоматематика, некоторые материалы для развития которой автор стремился представить в данной работе.

Из основных результатов работы новыми можно считать следующие. Установлено, что у растений рост, развитие и продолжительность жизни являются тремя главными компонентами жизненного потенциала, через которые последний реализуется. Выявлены основные формы взаимосвязей между этими состав-

ляющими, явления автооптимизации морфофизиологических признаков, благодаря чему получены новые материалы к развитию теории оптимума, жизненного потенциала и гомеостаза. Впервые применена теория оптимума к интродукции растений, разработаны количественные критерии оптимума, определены новые понятия естественного, прагматического, пространственного и хронологического оптимума. Впервые применено понятие нормы к изучению растений, разработаны количественные методы монотипичной и политипичной оценок границ нормы у различных признаков растений. В процессе исследований широко применялись методы прикладной математики и математической статистики, в результате чего разработана методика биометрических расчетов для использования в области экспериментальной биологии, ряд известных формул биометрии улучшен, предложены новые формулы и методы, расширяющие возможности применения математики в биологии.

Практическую ценность проведенной нами работы представляют следующие из полученных результатов. Вывод по материалам первой главы о том, что ни одно свойство или признак растения не могут быть существенно улучшены без ухудшения какого-либо другого признака, может быть использован в практике сортоведения, селекционной работе, агротехнике всех культурных растений. Предложенная программа селекционной работы с применением измерений на массовом материале может быть использована в селекционной работе с декоративными и другими полезными растениями. Регулирование определенных признаков вегетативной и репродуктивной сфер до состояния оптимума может быть использовано в качестве методов увеличения урожайности и повышения декоративности культивируемых растений.

Во второй главе приведены количественные методы, позволяющие объективно выделить в ареале ту его часть, где растения находятся в оптимуме; определить среднюю температуру воздуха и верхнюю границу леса в горах в зависимости от географической широты. Предложены методы для определения основных фитоклиматических констант земли: фитоэкватора, термоэкватора, пределов распространения древесной растительности в горах и в полярных областях, хронологического оптимума по фенологическим данным, что может быть применено в практике интродукции и климатологии. Предлагаемые в третьей главе количественные методы определения нормы могут быть применены для объективной оценки всевозможных отклонений признаков у растений, что важно для проектирования механизмов по агрикультуре, в селекционной работе и во многих других областях, где встречается необходимость в этом. Принцип золотого сечения как качественного выражения нормы может найти применение в ландшафтной архитектуре в качестве нормы пропорциональности тех или иных пропорций компонентов декоративных композиций из растений.

## Глава I

# МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ОПТИМУМ

### ЯВЛЕНИЯ ВОЗМЕЩАЮЩЕЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ У РАСТЕНИЙ

#### Литературный обзор

Существует множество типов и форм взаимосвязей жизненных процессов в организмах; их классификация достаточно полно рассматривается во многих работах, например в трудах И. И. Шмальгаузена [1942, 1946], А. Н. Северцова [1939], Э. Синнота [Sinnot, 1960] и др. В нашу задачу не входит рассмотрение таких классификаций, поскольку общие вопросы этой проблемы обсуждены достаточно для того, чтобы можно было вплотную приступить к более углубленной конкретной экспериментальной разработке и доказательству отдельных положений. В связи с этим тематика вопросов данной главы ограничена сравнительно небольшой частью обширного поля явлений изменчивости у растений — явлениями модификаций. Однако не все виды модификаций представляют равный интерес для изучения; большее значение для теории и практики растениеводства имеют те из них, на которые Ч. Дарвин [1937] указывал в своем законе компенсации роста. Для этой группы модификаций в данной работе в качестве наиболее подходящего по смыслу принимается термин «компенсационные модификации». Под ним следует понимать ненаследственные морфологические и физиологические взаимосвязанные или компенсирующие друг друга изменения органов и процессов у индивидуумов в пределах их онтогенеза. Каждый из многочисленных фактов, приведенных ниже в этой главе, является компенсационной модификацией. Многие из них свидетельствуют о большом практическом значении рассматриваемого вопроса.

Первые факты существования компенсационных взаимосвязей были замечены в морфологической сфере организмов. Опубликованные сведения о них относятся к началу XIX в., когда И. Гёте [1957] и Жоффруа Сент-Илер [Geoffroy, 1822, цит. по: И. Е. Амлинский, 1955] независимо друг от друга указывали на широкую распространенность в органическом мире явлений,

сущность которых Гёте видел в том, что природа, расщедрившись в одном направлении, вынуждена скупиться в другом. Жоффруа Сент-Илер называл аналогичную зависимость равновесием между объемами органических масс или равновесием между органами. Ж. Кювье [Cuvier, 1828] считал, что каждое животное образует замкнутую систему в том смысле, что никакая его часть не может быть изменена без того, чтобы соответственно не изменились другие части; этому явлению Ж. Кювье дал название «корреляция форм». Ч. Дарвин определил рассматриваемое явление в качестве закона компенсации роста, привел несколько своих наблюдений и указал, что уже тогда многие ботаники не сомневались в истинности этого закона [Дарвин, 1937].

Г. Де-Фриз [1910] приводил много примеров, которые можно истолковать как факты, указывающие на существование компенсационных взаимосвязей у культурных растений. Естественно, что эти взаимосвязи были в большем числе замечены на культурных формах, ибо именно сорта, формы и разновидности служат наиболее ярким выражением современной амплитуды изменчивости вида.

Аналогичные явления К. Фрувирт [1905] назвал возмещающей, или компенсационной, изменчивостью, рассматривая ряд фактов зависимости количественных признаков сорта от качественных у сельскохозяйственных растений. В другой работе [1915] он указал на существование у культурных растений корреляций физиологических свойств, которые делятся на две группы по их соотношению: в первой группе усиление одного свойства вызывает усиление другого, во второй — усиление одного признака сопровождается ослаблением другого. Однако трудно согласиться с тем, что эти соотношения ограничены взаимосвязью пары или нескольких свойств; по-видимому, правильнее предполагать существование множественных корреляций. Другими словами, в отличие от такого понимания Фрувиртом явлений возмещающей изменчивости, здесь излагается та точка зрения, которая допускает не только параллельное усиление двух свойств организма, но и одновременное ослабление при этом каких-то других его свойств. Фрувирт утверждал, что соотношения, установленные при сравнении различных сортов, дают приблизительные указания относительно пределов того, что может быть достигнуто. Эта, в общем верная, мысль может иногда послужить тормозом в селекционной работе, если ограничиться только двумя взаимосвязанными переменными, например величиной урожая плодов и ранним плодоношением выводимого сорта, и забыть про то, что может существовать возможность одновременного усиления обоих этих свойств за счет уменьшения других свойств, например путем уменьшения роста и сокращения продолжительности жизни, как это и достигнуто, в частности, у карликовых сортов яблони. Но, конечно, следует допускать и невозможность усиления или ослабления некоторых

свойств организма за счет другого определенного свойства или сверх амплитуды изменчивости, присущей данному видовому признаку. Фрувирту принадлежит первая попытка обобщений в явлениях возмещающей изменчивости и предложен для их обозначения наиболее удачный термин. Однако определения явлений компенсационной изменчивости, которые давали указанные выше авторы, имеют тот недостаток, что в них не учитывается фактор времени в жизнедеятельности организма при условиях, когда изменяются количественно или качественно какие-либо его органы, и не придается достаточного значения взаимосвязи количественных и качественных изменений. Не приводилось такого определения, которое включало бы в понятие явлений возмещающей изменчивости организма одновременно рост, развитие и продолжительность жизни в их взаимосвязи. Одной из причин недостаточной изученности данной проблемы может быть также то обстоятельство, что категория качества в биологии исследовалась вообще меньше, чем количество, поэтому возможно, что качественные процессы могут иногда оказаться недостаточно изученными количественными процессами. Могло иметь значение также и то, что на биологию закон диалектики о взаимосвязи всего существующего был распространен во многом дедуктивно, на основании данных, полученных из других, более быстро развившихся наук.

Гебель [1896, цит. по: Г. Клебс, 1905] разделял явления взаимовлияния частей организма на качественные и количественные, имея в виду возмещающий рост. Г. Клебс [1905] считал, напротив, что все органы растений конкурируют только из-за ограниченного количества питательных веществ в организме, что, вероятно, является слишком упрощенным представлением о взаимосвязях физиологических процессов у растений. Сходной точки зрения, по-видимому, еще раньше придерживался Найт, который считал, что все органы растения образуются из одного сока; поэтому если один орган сильнее, то за счет других [Vöchting, 1895]. Г. Фехтинг же объяснял компенсационные взаимоотношения не только прямыми факторами, но и некоторыми внутренними причинами.

При современном состоянии науки, по-видимому, еще не время отвергать теорию жизненного потенциала [Крепке, 1940] до того, как не будет достоверно установлено, что именно определяет жизнь особи и вида. Потенциал жизнеспособности может быть создан в филогенезе во взаимодействии со средой, т. е. эволюционно так же, как возникают все остальные признаки вида. Продолжительность жизни как одна из сторон проявлений жизненного потенциала есть, несомненно, видовой признак. Как и другие видовые признаки, потенциал жизнеспособности — величина до некоторой степени переменная в зависимости от внешних условий. Продолжительность жизни растений и их органов является эволюционно сложившимся признаком, но она широко изменяется в известных пределах под воздействием внешних

условий [Дубровицкая, 1957, 1961]. Д. Томсон и П. Геддес считают, что существует наследственный нормальный потенциал продолжительности жизни, который, как и величина особи данного вида, имеет также адаптивный характер [Thomson, Geddes, 1931].

В качестве гипотезы за жизненный потенциал растения можно принять совокупность способностей или видовых признаков, приобретенных растением в ходе эволюции; эта совокупность включает в себя способность достигнуть определенного объема и качества вегетативной массы, способность дать определенное количество потомства и прожить определенное время. Все три названные видовые особенности находятся во взаимодействии и обуславливают степень развития или роста других в обратной, прямой или криволинейной зависимости. Потенциал жизнеспособности может быть различен у разных видов, так как является видовым признаком. Вероятно, нет оснований сомневаться в том, что наследственный комплекс вида может включать не только морфологические, но также и его физиологические особенности, в том числе и различный жизненный потенциал, распределение которого между тремя основными составляющими в ходе онтогенеза зависит не только от внутренних условий, но и от влияния внешней среды. Одним из лучших исследований по частному случаю явления возмещающей изменчивости является книга Э. Солсбери [Salisbury, 1942] — о репродуктивной способности растений. В ней на большом фактическом материале рассматриваются соотношения количества семян и плодов на растениях флоры Великобритании. Э. Солсбери придерживается положений, близких к теории жизненного потенциала.

В статьях Н. В. Глинки [1953], а также Н. И. Дубровицкой и А. Н. Кренке [1953] обоснованно поддерживается теория жизненного потенциала. В качестве основной теоретической предпосылки при изучении агротехники на орошаемых землях А. С. Кружилин [1954] принимает существование у растений потенциальных возможностей урожайности, которые могут быть проявлены материально различными приемами агротехники в нужном для человека направлении. Довольно полный обзор работ по возрастным изменениям сельскохозяйственных растений приводит П. И. Гупало [1961].

Не все явления фенотипической изменчивости могут быть объяснены компенсационными модификациями. Некоторые из них могут вызываться гаплоидизацией, при которой особи обычно представляют собой фенотипически уменьшенные копии материнских растений [Хохлов, 1970], и обратным процессом — полиплоидизацией и гетерозисом, часто ведущим к увеличению размеров особей.

Частые неудачи в селекции животных при одновременном улучшении всех их полезных качеств Р. Левинс [1968] объясняет тем, что гены, влияющие на один из признаков, влияют и на другие, но не обязательно в том же направлении. Эволюци-

онный смысл этого явления, по-видимому, заключается в том, что таким образом формируется наиболее оптимальная полиморфная популяция. Оптимальным географическим распределением особей вида будет также последовательный ряд дискретных мономорфных рас.

В явлениях возмещающей изменчивости остается еще очень много неясного. По сути дела, изучение ее только начинается. С целью собрать по возможности наиболее полно относящиеся к ней факты в этой главе мы рассматриваем имевшиеся в нашем распоряжении литературные данные и собственные исследования. Все эти факты классифицированы по принципу, в основу которого положены репродукция, рост, продолжительность жизни как в их сочетаниях, так и в пределах каждого из этих факторов. Обращено внимание на то, что явления возмещающей изменчивости не ограничены одной лишь морфологической сферой, а затрагивают физиологические функции и существенно влияют на продолжительность жизни растений.

В процессе подготовки материалов для данной главы были учтены ценные замечания, полученные от К. М. Завадского, И. Н. Ковалова и П. В. Терентьева, которым автор выражает свою глубокую благодарность.

### Репродукция

Приведем примеры количественных и качественных взаимоотношений только между органами генеративной сферы в ее развитии — от цветков до плодов и семян.

С возрастанием числа цветков у различных видов уменьшается их размер в соцветии [Kugler, 1955]. У большинства плодовых культур наблюдаются явления стерильности и осыпания цветков и завязей, что предохраняет растения от слишком большого, истощающего их плодоношения, а также от ухудшения качества плодов и уменьшения их размеров [Чендлер, 1935].

Конкретная причина самопроизвольного опадения репродуктивных органов у яблони при исследовании не была выяснена, удалось лишь установить, что это опадение не зависит от влажности почвы и ее питательности [Ромашко, 1954]. Изложение многих теорий стерильности цветков у плодовых приводится в обзорной работе И. Н. Рябова [1932]. По-видимому, можно предположить, что стерильность цветков вызывается ее регуляцией гормонами, которые изменяют динамику поступления питания и его распределения между органами растения. Прореживание цветков у сливы обуславливает более регулярное плодоношение и дает более крупные плоды [Botting, Baskett, 1958]. Прореживание цветков у различных плодовых растений широко применяется в современном плодоводстве для регулирования плодоношения. В тесной количественной взаимосвязи у плодовых деревьев находятся содержание в них азота, углеводов и



образование цветков, что можно моделировать поверхностью распределения в трехосной системе координат [Kobel, 1931].

В результате исследования генеративных процессов у яблони обнаружено также обратное влияние — плодоношения на цветение. Плодоношение может подавлять заложение цветковых почек, вызывать стерильность цветков, уменьшать величину цветков и соцветий, вызывать опадение цветочных почек и задержку роста оплодотворенных завязей [Туманов, Гареев, 1951], хотя в некоторых случаях рост плодов не оказывает действия на генеративные процессы [Гареев, 1957]. Таким образом, обильное плодоношение на следующий год ограничивает само себя. Поэтому возможно, что не всегда имеется необходимость в прореживании цветков у плодовых культур. Эта необходимость сомнительна в тех случаях, когда применяются методы прореживания цветков химическими веществами, влияние которых на плоды и человеческий организм изучено пока недостаточно.

Общеизвестно естественное опадение излишних завязей у плодовых или искусственное их прореживание, чем достигается тот же результат, что и при прореживании цветков. Вес плодов увеличивается при удалении лишних завязей, если же этого не делать, то на следующий год плоды будут мельче. Большие урожаи вишни сорта Любская сопровождаются мелкоплодностью [Мичурин, 1948]. Увеличение размера плодов выше среднего происходит, по-видимому, за счет увеличения размеров клеток. Так, чем больше плоды у персика, тем больше по величине клетки в их мезокарпе [Bradley, 1959]. Известно, что имеется тесная зависимость между диаметром плодов в начале сезона и урожаем в конце сезона [L. D. Davis, M. M. Davis, 1948]. По данным исследования на орошаемых участках число плодов на дереве и процент больших плодов среди них находятся в обратной зависимости [Hendrickson, Vejtmejer, 1948].

Пальма *Lodoicea sechellarum* Labill. дает самые большие среди растений плоды — до 16,4 кг каждый, но приносит не больше 4—11 плодов за один цикл плодоношения [Salisbury, 1942].

Величина плодов у яблони зависит от их числа и расположения на побеге. По сравнению с плодами, расположенными выше, крупнее бывают плоды, появляющиеся у основания ветвей [Мичурин, 1948], где они, видимо, получают больше питательных веществ. Изучение взаимосвязей между величиной плодов абрикоса, урожаем и особенностями сезона привело к выводу, что существует отрицательная корреляция между величиной и числом органов [Lilleband, Brown, 1939].

Однако имеется указание на то, что число плодов и их общий вес увеличиваются параллельно [Polunin, 1960], в частности у томата [Lachman, 1948] и, по-видимому, у огурца [Филов, 1948]. Обе последние культуры принадлежат к числу тех, для которых можно эффективно использовать приемы агротех-



ники и удобрения; поэтому, возможно, что между весом плодов и их количеством в некоторых случаях может существовать и положительная взаимосвязь, что в первую очередь должно зависеть от количества питания, достаточного для увеличения размеров плодов, несмотря на довольно большое их число. У томата, по-видимому, встречается и обратная зависимость между средним весом плода и их числом на одном кусте, как это видно из нижеследующей обработки данных, представленных автору отделом овощных культур Всесоюзного института растениеводства. Определяли среднее по 10 растениям число плодов и их средний вес на одном растении по 57 сортам томата. Наблюдения проводили 2 года в Пушкине (близ г. Ленинграда). Некоторые сорта и образцы повторялись, поэтому число вариантов равно 76.

Число плодов на одном растении ( $x$ )	Число наблюдений (средних по 10 растениям)	Средний вес одного плода ( $y$ ), г	Число плодов на одном растении ( $x$ )	Число наблюдений (средних по 10 растениям)	Средний вес одного плода ( $y$ ), г
4	4	123,1	8	12	75,7
5	7	100,9	9	11	74,5
6	10	128,8	10	16	73,2
7	17	104,0			
			Сумма	76	$M_y = 93,18$

Для установления степени связи между средним весом плода и числом плодов на одном растении вычислено прямое корреляционное отношение, которое равно  $\eta_{y/x} = 0,51 \pm 0,10$ . Из сравнения величины корреляционного отношения с его ошибкой видно, что изучаемая связь вполне достоверна. Ход кривой на рис. 1 показывает, что эта связь обратная, т. е. чем больше плодов на растении томата, тем меньше средний вес одного плода на нем.

Известна периодичность плодоношения у деревьев как лесных, так и плодовых, когда повышение урожая в текущий год вызывает уменьшение урожая на следующий год или несколько последующих лет, пока не восстановится запас веществ, затраченных на плодоношение. Хотя климатические факторы могут укорачивать или удлинять периоды между урожайными годами, периодичность плодоношения зависит больше от внутренних причин, что является, по-видимому, наиболее широко распространенной точкой зрения.

При определенном химическом составе плоды увеличиваются в весе [Фрувирт, 1905]; величина плодов и их количество на дереве влияют на химизм плодов [Пашкевич, 1911, 1930]. При увеличении урожая с куста у винограда сахаристость его плодов уменьшается [Библина, 1960].

Наряду со многими другими вопросами явлений возмещающей изменчивости недостаточно изучены также взаимосвязи качества плодов с их количеством на одном растении. Для изучения особенностей влияния величины плода на его качество

Рис. 1. Масса плода томата ( $y$ ) в зависимости от числа плодов на одном растении ( $x$ )

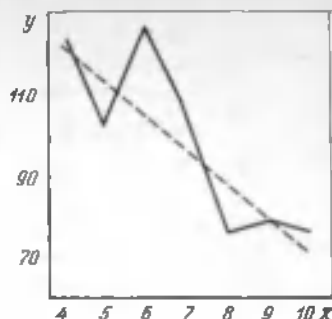
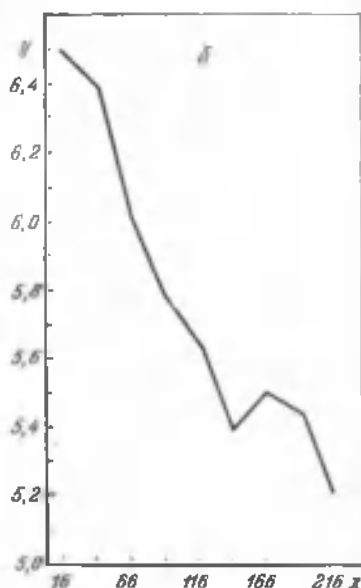
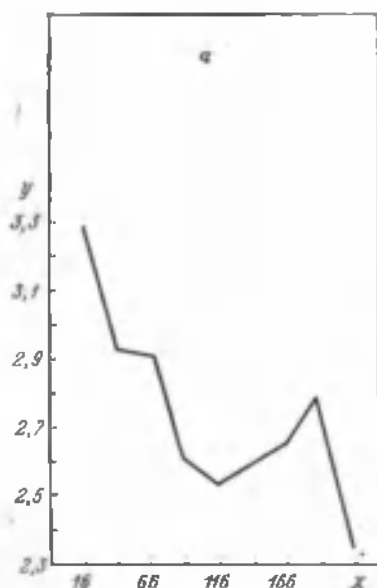


Рис. 2. Содержание (в %) сахаров (а) и сухого вещества (б) в плоде томата ( $y$ ) в зависимости от его сырого веса ( $x$ )



были обработаны данные шестилетних наблюдений по 70 сортам томата в г. Пушкине, которые были предоставлены автору отделом овощных культур Всесоюзного института растениеводства; и приводятся в виде вариационных рядов в табл. 1. По ним вычислены коэффициенты корреляции  $r = -0,21 \pm 0,06$ , корреляционное отношение  $\eta_{y/x} = 0,33 \pm 0,06$ . Из этих показателей видно, что между весом плода томата и содержанием в нем сахаров имеется достоверная и в целом обратная связь: чем крупнее плоды, тем меньше в них сахаров. Принимая во внимание величину критерия криволинейности ( $15,02 > 11,37$ ) и ход эмпирической линии регрессии (рис. 2, а), можно утверждать, что более точно приведенная связь должна выразиться криволинейной функцией. Для этой же совокупности данных установлена обратная достоверная зависимость процентного содержания сухого вещества в плоде томата от веса плода (рис. 2, б). Эта

Таблица 1. Средний вес плода томата (в г) и содержание в нем сахаров (в %)

Средний вес плода (x)	Частоты ряда (x)	Содержание сахаров (y)	Частоты ряда (y)	Эмпирическая линия регрессии y/x
16	4	1,3	3	3,3
41	12	1,7	8	2,9
66	31	2,1	37	2,9
91	42	2,5	89	2,6
116	57	2,9	58	2,5
141	52	3,3	28	2,6
166	24	3,7	8	2,6
191	8	4,1	3	2,8
216	5	4,5	1	2,3
Сумма	235	—	235	$M_y=2,66$

связь выражается коэффициентом корреляции  $r = -0,37 \pm 0,06$ ; величина криволинейности равна 14,51, т. е. больше критического значения (11,37); следовательно, связь криволинейная.

Аналогичная связь существует между весом плода в г и содержанием аскорбиновой кислоты в мг% в той же совокупности данных ( $N=235$ ), где корреляционное отношение оказалось равным  $\eta_{y/x} = 0,27 \pm 0,06$  (рис. 3). В той же совокупности ( $N=235$ ) также обратной оказалась связь между весом плода и содержанием кислот в нем, что выражается коэффициентом корреляции  $r = -0,23 \pm 0,06$  и корреляционным отношением  $\eta_{y/x} = 0,36 \pm 0,06$ .

На тех же объектах было исследовано изменение процентного содержания сухого вещества в плодах в зависимости от общего урожая плодов в граммах с одного растения томата. Эта связь, как и все предыдущие, оказалась в целом отрицательной

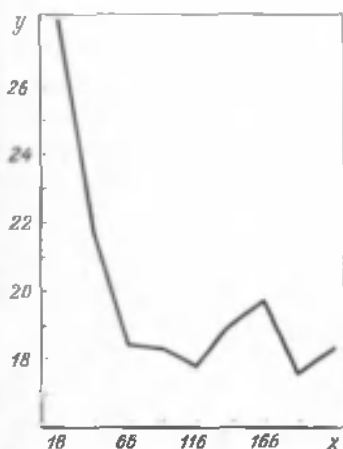
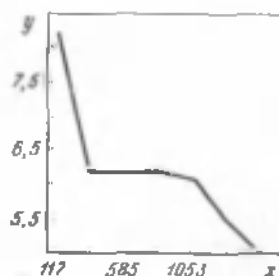


Рис. 3. Содержание аскорбиновой кислоты (в мг %) в плоде томата (y) в зависимости от его веса (x)

Рис. 4. Содержание сухого вещества (в %) в плодах томата (y) в зависимости от общего веса плодов с одного растения в граммах (x)



(рис. 4) и достоверной:  $\eta_{w/z} = 0,47 \pm 0,10$ ; объем выборки составлял 76 особей.

Содержание аскорбиновой кислоты в плодах томата в мг% также в общем понижается с увеличением урожая плодов с куста, как показала аналогичная обработка этой совокупности данных (где  $N=76$ ). Корреляционное отношение в этом случае:  $\eta_{w/z} = 0,38 \pm 0,10$ .

Семена яблони из очень больших плодов всегда плохо развиты и дают мелкоплодное потомство [Мичурин, 1948]. Бессемянные плоды огурца обычно крупнее, чем огурцы с семенами [Филов, 1948]. Существует обратная зависимость между весом семян и числом плодов в данной кисти у томата [Luchwill, 1939]. Виды семейства орхидных производят огромное количество семян, но чрезвычайно мелких. Имеется, однако, ряд фактов наличия положительной связи между величиной плодов и количеством или качеством семян из них. В литературном обзоре И. Н. Рябов [1932] приводил много сведений о положительной корреляции между весом плода и весом семян из него, например, у семечковых. В опавших плодах у всех плодовых содержалось меньшее количество семян и худшего качества; плоды с семенами, напротив, были крупнее бессемянных. Установлена прямая зависимость числа и величины семян от величины плода у яблони [Kobel, 1931; Муглекк, 1954], груши [Schander, 1952] и сосны [Sinak, 1953]. В положительной корреляции находятся длина шишек и вес семян из них у кедра [Правдин, Ирошников, 1963]. Количество семян и вес шишек у сосны были также связаны положительной корреляцией [Баню, Марьян, 1963]. В результате изучения археологических данных установлено, что эволюция размера ягоды и семени у культурного винограда шла в направлении их параллельного увеличения, причем коэффициент корреляции между величиной ягоды и семян, в ней заключающихся, составил  $r = +0,66 \pm 0,05$  [Негруль, 1960]. Однако данных о количестве семян на ягоду при этом не было приведено, хотя это также может повлиять на величину семян. Таким образом, имеются несколько противоречивые сведения о направлении взаимосвязи между величиной плодов и количеством семян из них, несмотря на то что все упомянутые данные об этом не вызывают сомнения. По-видимому, это можно объяснить тем, что здесь имеет место обычная в биологических явлениях криволинейная зависимость. Так, например, по исследованиям М. Денне [Denne, 1963], величина плодов яблони зависит от количества семян в них следующим образом: сначала между ними имеется положительная корреляция, а затем плоды с большим числом семян отстают в росте от прочих плодов.

Качество плодов также зависит от числа семян. Еще Ч. Дарвин (1937) указывал на лучшее качество бессемянных плодов.

Э. Солсбери [Salisbury, 1942] приводит факты, когда растение с определенной величиной листовой поверхности может дать

либо много мелких семян (орхидей), либо немного семян, но крупных (бук). У следующих растений установлена обратная зависимость: между весом семян и их числом в плоде у томата [Luchwill, 1939]; между весом семян и их размером на одном растении у капусты и горчицы [Olsson, 1960]; между размерами семян и их числом в плодах одинакового размера у яблоки и груши [Schander, 1952]; между размерами семян и их числом в шишках одинакового размера у сосны [Simak, 1953]. Большей частью, вероятно, вес семян и их число в одном плоде находятся в отрицательной корреляции. Этот факт не исключает существования криволинейной зависимости, на краевых значениях которой может иметь место и положительная корреляция, в частности при особо благоприятных условиях питания.

Таким образом, имеются факты о том, что в репродуктивной сфере растений взаимосвязаны: число цветков — их размер, число и стерильность цветков — обилие плодоношения — качество плодов — размер плодов, вес плодов — число завязей на дереве, величина плодов — их число на особи, число цветков — содержание азота и углеводов, обилие плодоношения — его периодичность, химический состав плодов — их величина и количество, вес плода — содержание в нем сахаров и аскорбиновой кислоты; масса урожая с особи — % сухого вещества в плодах, качество семян — величина плода — число плодов, величина семян — их число на особи, качество плодов — число в них семян. Очевидно, подавляющее число физиологических процессов и количественных морфологических характеристик репродуктивной сферы растений находится в многофакторной взаимосвязи между собой, причем большинство, если не все из этих связей, криволинейны.

### Взаимосвязи процессов репродукции и роста

Между ростом и развитием точных границ не имеется, поэтому разделение генеративной и вегетативной сфер зависит от критерия, который применяется для определения той точки, где кончается рост и начинается развитие, как справедливо отмечал Д. А. Сабинин [1963]. Однако, как реальность, существуют процессы роста и процессы развития, несмотря на то, что они незаметно переходят один в другой. В данной работе принято считать репродуктивными органами цветоножку или цветonos со всем, что на них затем образуется. Более правильным, по-видимому, было бы выражать количественные показатели этих органов и вегетативной массы в единицах веса, но это не всегда удавалось сделать.

Факты, относящиеся к группе взаимосвязей свойств репродуктивной и вегетативной сферы, наиболее заметны. Поэтому известно большее число наблюдений, имеющих к ним отношение; некоторые из них приводятся ниже в последовательности:

взаимоотношения с вегетативной сферой цветков, плодов и семян.

На полярной границе леса в Финляндии можно встретить маленькие деревца сосны обыкновенной с очень большим числом соцветий [Hustich, 1948—1949]. Часто встречаются карликовые деревца с обильным плодоношением также и высоко в горах. Обильно цветут и плодоносят карликовые деревца в культуре бонсэй, распространенной в Японии. Широко известны результаты противоречивого действия на растения азота, с одной стороны, и фосфора — с другой. Например, одновременное удобрение фосфором и калием приводит к угнетению вегетативного роста и заложению необычайно большого числа цветочных почек у сливы [Гусева, Кильчевский, 1934]. Цветки и завязи у винограда опадают из-за недостатка питательных веществ, которые расходуются на рост побегов, вследствие чего последние прищипывают [Кружилин, 1954].

На 15 сортах яблони установлено, что длина ветвей и число заложившихся на них цветочных почек находятся в обратной зависимости [Roberts, 1948], что подтверждает также Ф. Кобель [Kobel, 1931]. У сосны обыкновенной найдена положительная корреляция между числом цветочных и вегетативных почек, а также между числом женских цветков и ростом побегов в длину [Hustich, 1948—1949]. Однако, по Г. Крамеру и Т. Козловскому [1963], образование цветочных почек у древесных связано с прекращением вегетативного роста, а числа вегетативных и цветочных почек связаны обратной зависимостью.

При исследовании с помощью коэффициента корреляции так называемой парциальной изменчивости у сосны обыкновенной было установлено отсутствие взаимосвязи интенсивности цветения с площадью питания [Renvall, 1914], но последняя выражалась через длину хвоинок. На побегах же кедра корейского имеется обратная зависимость между числами мужских колосков и хвоинок [Кречетова, Штейникова, 1963].

У. Х. Чендлер [1935] отмечал, что листья обильно цветущих деревьев по сравнению с листьями нецветущих у яблони и груши бывают значительно мельче.

По наблюдениям автора, аналогичное явление встречается у многих декоративных деревьев и кустарников, например у конского каштана, гортензии, сирени, жимолости и др. С целью пополнить сведения о взаимосвязях листовой поверхности с числом цветков у растений биометрической обработке были подвергнуты данные измерений одногодичных цветущих растений *Hydrangea macrophylla* DC. 'Hortensia'. Подопытные растения гортензии культивировались на выгонку из черенков в горшках в оранжерее Ботанического сада Ботанического института АН СССР. Ниже представлены данные измерений диаметра соцветий, числа листьев и высоты растений, проведенных в апреле 1961 г. на рандомизированной выборке из 14 растений гортензии садовой.

Диаметр соцветия (x), см	Число листьев (y)	Высота растений (z), см	Диаметр соцветия (x), см	Число листьев (y)	Высота растений (z), см
12	9	56	17	10	64
12	9	58	17	12	70
12	10	63	19	8	73
13	10	52	20	8	60
15	10	58	20	9	60
16	9	60	21	12	59
16	12	68			
17	9	64			
Сумма 227			137		864

Вычисление корреляционного отношения, выражающего зависимость диаметра соцветий от числа листьев, показало, что оно вполне достоверно ( $t=3,29$ ) и равно  $\eta=0,69\pm 0,21$ . Обратное корреляционное отношение, выражающее зависимость числа листьев от диаметра соцветий, равно  $\eta=0,35\pm 0,27$ , т. е. значительно меньше прямого корреляционного отношения и не является достоверным;  $t=1,28$  (надо не меньше 2,2). Таким образом, у гортензии садовой диаметр соцветий зависит от числа листьев, а обратной связи нет, т. е. число листьев не зависит от диаметра соцветий. Между высотой растений и диаметром соцветий у гортензии садовой имеется связь, которая выражается корреляционным отношением, равным  $\eta=0,67\pm 0,21$ , и показателем корреляции рангов  $\rho=+0,44$ . Это означает, что на более высоких особях гортензии в общем развиваются более крупные соцветия.

Следовательно, на диаметр соцветий и число листьев в данном случае может влиять и высота растений. Поэтому для исключения влияния третьего признака были вычислены парные, а затем частные коэффициенты корреляции:  $r_{xy}=0,030$ ;  $r_{yz}=-0,16$ ;  $r_{xz}=0,38$ ;  $r_{x\cdot y}=-0,033$ ;  $r_{x\cdot z}=0,38$ ;  $r_{y\cdot z}=0,16$ ;  $R_{y\cdot xz}=-0,16$ . Подстрочные индексы коэффициентов здесь соответствуют обозначениям признаков  $x$ ,  $y$ ,  $z$  (см. выше); при этом точкой отделен исключаемый признак у частных коэффициентов корреляции. Из этих показателей связи видно, что при исключении влияния высоты растений ( $z$ ) связь между диаметром соцветий ( $x$ ) и числом листьев ( $y$ ) изменилась на обратную по знаку, хотя и осталась недостоверной. Принимая во внимание достоверное корреляционное отношение для этой же связи, можно заключить, что связь между диаметром соцветий и числом листьев у гортензии криволинейная, т. е. в ней должно существовать оптимальное соотношение обоих признаков, которое можно установить для конкретных условий выращивания, привлекая достаточно репрезентативную выборку.

Положительная корреляция между размерами растений и величиной соцветий найдена также у наперстянки и флокса.

Относительно направления взаимосвязей в процессах роста и репродукции почти ничего не известно. Между тем это очень важно для понимания причин этого явления, так как часто не-



ясно, то ли рост задерживается вследствие обильного цветения и плодоношения, или, наоборот, растение начинает обильно цвести и плодоносить вследствие задержки роста. С целью получения дополнительных данных по этому вопросу была изучена взаимосвязь между величиной листовой поверхности и числом цветков у *Primula obconica* Napse. Примула обратноконическая представляет собой травянистый многолетник, родом из Восточной Азии и распространенный главным образом в горшечной культуре. Изучение травянистых растений представляет интерес, ввиду того что у них разделение вегетативной и репродуктивной сфер выражено более отчетливо, чем у древесных растений, из-за меньшего объема многолетних частей, аккумулирующих в некоторой форме потенциальные возможности обеих сфер. Обмеры растений были произведены в начале апреля 1961 г. в оранжерее Ботанического сада Ботанического института АН СССР во время конца полного цветения примулы. Некоторые исправления, дополнительные и контрольные обмеры были сделаны там же в начале апреля 1964 г. Измеряли высоту растений в см, подсчитывали число соцветий и среднее число цветков в соцветии на каждом растении, а также число листьев на нем. Число листьев подсчитывали по категориям крупности, которых было 13: от 1 до 13 см по длине листовой пластинки. При отборе опытных растений применяли принцип рандомизации. Для обработки данных биометрическими методами была взята совокупность из 90 растений. Число соцветий было пересчитано в соответствующее число цветков на данном растении. На основании имеющихся данных о числе листьев по категориям их крупности вычисляли листовую поверхность каждого отдельного растения. Расчет площади листа производился при помощи клетчатой бумаги следующим образом. Для каждой категории крупности листьев была точно измерена площадь листовой пластинки нескольких листьев. Эти данные были выравнены по методу наименьших квадратов, в результате чего получено уравнение:  $y = 0,6728 x^{2,1229}$ , или  $\lg y = -0,1721 + 2,1229 \lg x$ .

На рис. 5 вычерчен график, соответствующий приведенному уравнению, при помощи которого можно определить площадь листа примулы обратноконической в зависимости от его длины.

По уравнению были вычислены значения площади листовой поверхности ( $y$ ) в зависимости от длины листовой пластинки ( $x$ ) для каждой категории крупности листа: от 1 до 13 см длины. Затем число листьев умножили на полученные соответствующие значения листовой поверхности по каждой категории крупности листьев, эти числа суммировали, затем округляли до  $\text{дм}^2$ , в результате чего была составлена табл. 2, по которой вычислили следующие показатели. Средняя площадь листа (с одной его стороны) у примулы составляет  $16,3 \text{ дм}^2$ , а среднее число цветков на одной особи к концу полного цветения — 28,8. Максимальная листовая поверхность одного растения достигает  $37,3 \text{ дм}^2$ , максимальное число цветков — 54, минимальные листо-

вая поверхность и число цветков —  $6,5 \text{ дм}^2$  и 6 цветков. На каждый цветок в среднем приходится  $0,566 \text{ дм}^2$  листовой поверхности. Наиболее частым, модальным значением длины листовых пластинок у примулы является интервал 8—9 см.

Направление взаимосвязи между величиной листовой поверхности и числом цветков можно определить, применяя вычисление прямого и обратного корреляционных отношений. Корреляционное отношение, выражающее зависимость числа цвет-

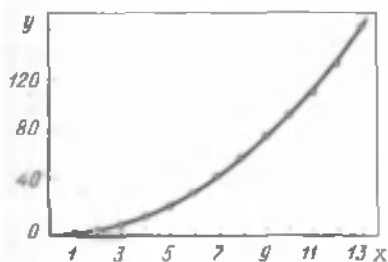


Рис. 5. Площадь ( $y$ ) верхней стороны листьев примулы обратноконической в зависимости от их длины ( $x$ );  $y=0,67 x^{2,12}$

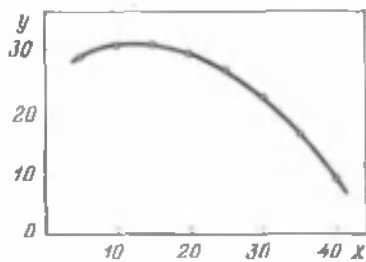


Рис. 6. Зависимость числа цветков ( $y$ ) от листовой поверхности в  $\text{дм}^2$  ( $x$ ) у примулы обратноконической

Теоретическая линия регрессии построена по уравнению:  $y=26,4+0,79 x-0,03 x^2$

ков от величины листовой поверхности, оказалось достоверным и равным  $\eta=0,24 \pm 0,10$ . Корреляционное отношение, выражающее обратную зависимость, т. е. величину листовой поверхности от числа цветков, оказалось недостоверным. Следовательно, число цветков у примулы, как и у гортензии (см. выше), зависит от величины листовой поверхности, а величина листовой поверхности от числа цветков не зависит. На рис. 6 изображена зависимость числа цветков ( $y$ ) от площади листовой поверхности ( $x$ ) на одной особи по теоретической линии регрессии, соответствующей уравнению  $y=26,4+0,786 x-0,03 x^2$ , ошибка которого равна:  $m_{y,x}=\sigma_y \sqrt{1-\eta^2}=11,455 \cdot 0,99=11,34$ . Ввиду значительной величины ошибки это уравнение для практических прогнозов использовать не рекомендуется, оно приводится лишь для того, чтобы дать представление о типе зависимости между вегетативной и репродуктивной сферами у примулы. В целом взаимосвязь между величиной листовой поверхности и числом цветков у примулы в данном случае обратная. Однако не исключена возможность, что эта взаимосвязь была бы прямой, если взять аналогичные данные в начале цветения, и связь могла бы отсутствовать в середине периода цветения, т. е. направление взаимосвязи могло бы изменяться на параболе второго порядка, что отчасти подтверждается аппроксимацией на рис. 6. Напом-

Таблица 2. Площадь листовой поверхности в  $\text{дм}^2$  (x) и число цветков (y) у 90 растений примулы озратноконяической

x	y	x	y	x	y	x	y	x	y
27,6	30	8,0	36	11,7	16	10,5	32	21,7	45
14,7	48	18,9	30	25,4	42	14,9	45	27,8	16
23,8	30	11,8	24	19,1	36	16,5	10	15,1	24
19,1	12	21,1	27	11,4	12	13,4	45	20,0	18
13,1	22	24,9	20	16,5	24	12,2	20	20,5	45
13,4	36	19,4	45	16,7	20	15,4	36	19,2	20
11,9	18	16,6	30	13,2	30	13,1	36	14,2	20
18,1	20	10,7	32	10,7	18	10,2	30	21,6	45
24,5	21	15,3	30	14,6	18	37,3	20	21,9	36
13,3	45	20,2	20	6,5	24	12,3	36	13,3	45
22,9	30	17,5	20	10,0	45	15,5	18	12,4	20
16,6	30	13,8	16	9,7	36	14,6	6	12,7	54
15,1	16	11,2	27	19,8	14	16,1	24	15,7	45
13,5	28	11,6	45	15,7	20	13,2	45	14,1	20
17,0	30	19,0	12	21,7	45	9,6	20	19,3	20
22,5	24	19,9	30	11,2	32	20,2	30	10,9	42
16,4	26	6,8	14	15,0	10	20,4	18	20,8	54
21,7	42	14,9	30	15,0	45	17,9	20	12,0	48

ним, что здесь были обработаны данные, собранные во время конца полного цветения примулы.

Интересно, что у примулы отсутствует связь между числом листьев и числом цветков. Это свидетельствует о большем физиологическом значении именно площади листовой поверхности. Связь отсутствовала также между числом соцветий и числом листьев, между числом соцветий и площадью листовой поверхности. Во всех перечисленных случаях отсутствие взаимосвязи было определено вычислением корреляционного отношения, а также для контроля коэффициента Чупрова или коэффициента взаимной сопряженности Пирсона. По-видимому, вычисленное ранее корреляционное отношение  $\eta = 0,24 \pm 0,10$  могло быть выше, если бы с площадью листовой поверхности сравнивалось не число цветков, а их площадь, или то и другое было бы выражено в единицах веса или объема; однако технически это труднее осуществить, так как требуется большой расход подопытного материала.

Далее рассмотрим некоторые особенности влияния частичного удаления листовой поверхности на репродуктивные процессы. На основании своих и литературных данных Ф. Кобель [Kobel, 1931] указывает, что удаление листьев у яблони вызывает уменьшение числа заложившихся почек на 40—60%. По другим данным, удаление листьев у яблони (по-видимому, в меньшем количестве.— Г. З.), напротив, способствует увеличению числа цветочных почек [Гареев, 19576]. Опыты по влиянию искусственного сокращения фотоактивной листовой поверхности на образование соцветий у *Kalanchoe blossfeldiana* ставились Р. Гар-

дер [Harder, 1944]. Однако, хотя в этих опытах от действия света защищали при помощи затемнения половину каждого листа, оставалась неизвестной степень ее участия во взаимодействии ростовых и репродуктивных процессов, так как она оставалась тесно связанной с общей сосудистой системой листа. На основании опыта И. Сакса [Sachs, 1865] можно полагать, что при поступлении необходимых веществ от листьев к цветкам образование последних от количества света не зависит. К тому же механическое отделение части ассимиляционной поверхности, несомненно, вносит патологические изменения в физиологическое состояние растений и поэтому также не может служить удовлетворительным методом изучения этого вопроса. Следовательно, для экспериментальных работ предстоит разработать более точный метод искусственного изменения величины листовой поверхности у растений.

При исследовании компенсационных взаимоотношений между клубнями и цветками у картофеля Найт считал, что все органы растения образуются из одного сока, и их образование зависит от времени и происходит за счет других органов: в частности, равный картофель никогда не цветет [Knight, 1841]. Удаление цветков у сои и шпината резко повышало количество листьев и вегетативной массы на этих растениях [Leopold, Janick, 1959]. Урожай сухой массы после удаления репродуктивных органов увеличивался у многих сельскохозяйственных растений, ввиду того что искусственная задержка цветения способствовала интенсивному росту [Егоров, 1923]. Для увеличения урожая силосной массы удалялись соцветия у подсолнечника в начале их формирования [Заблуда, 1938]. Удаление всех цветковых почек у ряда видов стимулировало рост латеральных побегов и вело к увеличению размера листьев, клубней и количества одревесневших тканей [Mírskaja, 1926]. При снятии цветков увеличивается рост растений томата и повышается содержание в них азота [Miguel, 1926]. На взаимосвязь репродукции и роста у яблони влияют химическим прореживанием цветков, что увеличивает рост побегов и число листьев на них, причем возрастают вес и площадь листьев, повышается урожай в год обработки и урожай следующих лет [Гунар, Калинин, 1961].

В. В. Пашкевич [1911, 1930] наблюдал, что слаборослость плодовых деревьев воздействует на усиление плодоношения, а у выдающихся по своему росту деревьев яблони и груши обычно оно ослаблено; напротив, с началом плодоношения нередко происходит значительное ослабление роста деревьев. Все деревья безлепестных форм яблони *Malus apetala* имеют, как правило, ничтожную урожайность, но обладают сильным ростом и хорошим состоянием [Девятов, 1959]. Умеренно растущие плодовые деревья приносят больше плодов и лучшего качества, нежели сильнорастущие, ввиду того что в более слаборослых деревьях происходит большее накопление питательных веществ [Ро, 1913]. На урожай плодового дерева влияют его размеры, обрез-

ка [Чендлер, 1935; Мичурин, 1948] и вид подвоя [Пашкевич, 1930]. Н. П. Донских [1958] в результате изучения особенностей плодоношения яблони приводит данные о возрастании количества (в %) плодовых образований на дереве яблони «Пармен зимний золотой», сопровождающемся падением активности роста побегов.

Средний прирост (x), см	Плодовые образования (y), %	Средний прирост (x), см	Плодовые образования (y), %	Средний прирост (x), см	Плодовые образования (y), %
13,1	94,6	19,9	79,0	18,6	90,0
11,7	95,1	19,4	79,0	14,1	89,2
12,7	87,7	18,7	88,0	15,1	85,5
23,3	84,9				
				Сумма 166,6	873,0

Коэффициент корреляции между  $x$  и  $y$  для приведенных данных достоверен и равен:  $r = -0,67 \pm 0,26$ . Тем не менее не исключено, что ростовые и репродуктивные процессы и в данном случае могут быть связаны криволинейной зависимостью с участками одновременно как отрицательной, нулевой, так и положительной корреляции, что может быть вызвано, например, изменением возраста деревьев. Кроме того, количественная взаимосвязь прироста побегов и урожая, вероятно, не ограничивается во времени данным сезоном. Была обнаружена значительная отрицательная корреляция между урожаем данного года и приростом побегов следующего года и незначительная отрицательная корреляция между урожаем и приростом побегов текущего года [Rogers, Booth, 1964]. П. Крамер и Т. Козловский [1963] считают, что периодичность урожая семян у древесных видов зависит от внутренних причин, главным образом от урожая предыдущего года, а не от климатических условий.

У сосны обыкновенной найдена обратная зависимость между приростом по диаметру и урожайным годом; ее маленькие деревца, растущие на полярной границе леса в Финляндии, имели очень большое число шишек [Hustich, 1948—1949]. Пропуски годов плодоношения у сосны обозначались сильным увеличением прироста, а в период плодоношения ширина годичных колец резко снижалась [Товстоліс, 1938]. Самые узкие годичные слои у деревьев в древостоях всегда совпадали с годами обильного плодоношения [Морозов, 1928]. Однако, по другим данным, существует положительная корреляция между диаметром дерева и числом шишек на нем у ели ( $r = +0,70 \pm 0,03$ ) и у кедра ( $r = +0,50 \pm 0,12$  до  $r = +0,75 \pm 0,08$ ) [Правдин, Ирошников, 1963].

Плодоношение физиологически заметно ослабляет побеги, ввиду этого они становятся менее зимостойкими, чем неплодоносящие, как отмечал Декандоль [1839].

При исследовании зимостойкости различных сортов яблони в средней полосе Европейской территории СССР оказалось, что более сильно обмерзали плодоносящие деревья, причем обильное плодоношение перед суровой зимой еще более снижало устойчи-

вость деревьев к морозу. Особенно сильно такая зависимость проявляется на деревьях зимних сортов яблони, поздно освобождаемых от урожая [Заец, 1958]. Данные по влиянию нагрузки урожаем на зимостойкость яблони сорта Уэлси, полученные П. С. Гельфандбейн [1958], свидетельствуют о том, что большой урожай сопровождается увеличением числа сильно подмерзших деревьев.

Урожай с поперечного сечения штамба, кг/см <sup>2</sup>	Число учетных деревьев	Из них подмерзло сильно, %	Урожай с поперечного сечения штамба, кг/см <sup>2</sup>	Число учетных деревьев	Из них подмерзло сильно, %
0	20	15	0,7	10	40
0,5	25	16	0,8	41	85,4
0,6	15	33,3			

До некоторой степени это явление можно объяснить тем, что большой урожай фруктов или семян влечет за собой и истощение большей части запасов углеводов в дереве [Крамер, Козловский, 1963], ибо, как отмечают эти же авторы в другом месте своей книги, морозостойкость деревьев обычно снижается к концу зимы.

В результате подробного изучения взаимосвязей репродуктивных и ростовых процессов на четырех сортах картофеля было установлено, что цветение и плодоношение значительно уменьшают рост надземной части и урожай клубней [Bartholdi, 1942]; убедительно доказана обратная зависимость между весом плодов и весом вегетативной части у растений томата [Lachman, 1948]. Растущие плоды способны брать питательные вещества из прилегающих участков вегетативной части [Крамер, Козловский, 1963]. При изучении зависимости веса плодов от веса древесины привоев виноградной лозы оказалось, что связь между ними прямая, но в конце периода на слабых подвоях зависимость обратная: чем больше плодов, тем меньше вес древесины привоя [Snyder, Hagmon, 1948], что может быть вызвано криволинейной зависимостью данных факторов. По другим данным, мощные растения винограда бывают урожайными и долговыми, и чем больше образуется листьев, тем выше урожай сельскохозяйственных культур [Кружилин, 1954]. У водных растений процессы роста и репродукции также находятся во взаимосвязи, на что указывал еще Г. Спенсер [1870]. Так, гигантский рост питающей поверхности у водоросли *Macrocystis pyrifera* достигается за счет уменьшения развития ее полового аппарата. Соотношение между урожаями яблони, размерами и формой ее листьев и ветвистостью деревьев обнаружил Ван-Монс [Де-Фриз, 1910]. Листья яблони в год обильного плодоношения в среднем на 10 см<sup>2</sup> меньше, чем в год без цветения [Кружилин, 1954]. Самая малая площадь листьев из всех побегов у плодовых бывает на плодущих кольчатках [Колесников, 1956].

По-видимому, не все части вегетативной сферы растения в качественном отношении одинаково связаны с его репродуктивной

сферой. Так, при удалении верхней половины листьев на растениях табака ослабился рост побегов, уменьшились их высота и вес, а также резко снизился вес репродуктивных органов; удаление же нижних листьев вызывало незначительное уменьшение высоты и веса побегов, но в 4 раза увеличивало вес репродуктивных органов [Добрунов, 1959]. При слишком большой потере листвы у яблони, например при объедании ее насекомыми урожай плодов, по-видимому, снижается за счет опадения полезных завязей [Чугуни, 1934]. Удаление листьев на 50% у винограда привело к урожаю ягод 10,8 кг на куст, а удаление листьев на 33% дало урожай 9,3 кг на куст, причем у оставшихся листьев повысилась энергия ассимиляции [Молчанова, 1959]. В Ирландии в урожайный год в листьях яблони содержалось больше Na, Ca и Mg и меньше K и P, чем в малоурожайный год [Lamb et al., 1959].

И. В. Мичурин [1948] наблюдал, что сорта вишни подвержены заболеванию камедетечением, чем более они плодородны, что, вероятно, связано с ослаблением вегетативной сферы деревьев вследствие обильного плодоношения; удаление плодов, напротив, улучшает общее состояние дерева. Среди садоводов известны такие приемы усиления плодоношения, как обрезка побегов весной после распускания почек, пригибание ветвей к земле во время покоя, ранение ствола весной до начала роста при помощи пилы не глубже 1 см у корневой шейки, обнажение главных корней на расстояние до 1 м от дерева, обрезание корней весной [Софронов, 1912], из чего можно видеть, что повреждения вегетативной сферы вызывают усиление репродукции. Увеличение степени повреждаемости болезнями листьев растений томата связано с их повышенной урожайностью [Horsfall, Heuberger, 1942], так как повышенный урожай ослаблял растения. Урожай семян и коробочек мака увеличивался при уменьшении площади питания растений [Балог, 1963]. По-видимому, в этом случае сокращение питания также выступает в роли неблагоприятного фактора и влечет за собой увеличение репродукции. Однако увеличение урожая теоретически не может подчиняться прямолинейной зависимости, как это принято в статье Ш. Балог, да и само графическое изображение опытных данных свидетельствует о том, что количественная связь урожая и площади питания у мака должна быть выражена криволинейной зависимостью. А. Папонов [1959] утверждает обратное тому, что установил Ш. Балог. Он считает, что при малых площадях питания развитие однолетних культур задерживается, формирование генеративных органов и цветение замедляется. Несмотря на противоречие в выводах оба названных автора могут быть правы, если Ш. Балог исследовал случай оптимального соотношения между площадью питания и урожаем семян, а А. Папонов экспериментировал с растениями, которые получали слишком малые площади питания. Таким образом, в соотношении между площадью питания и массой репродуктивных органов могут существо-

вать два минимума и оптимум. Один минимум репродукции возникает при недостатке питания, другой — при избытке питания, когда чрезмерный рост вегетативной сферы тормозит процесс репродукции. Недоучет этого принципа может привести к неясному пониманию значения некоторых агротехнических мероприятий. Например, вследствие последовательного увеличения листовой поверхности у гороха урожай его семян повышался, но после достижения определенной площади листовой поверхности урожай семян начинал падать [Корнилов, Костина, 1965], что авторы объясняют действием засухи. Торможение роста вегетативных органов у люцерны значительно повышало урожай семян, однако слишком сильное торможение роста действовало отрицательно на повышение урожая семян [Копержинский, 1946], что объясняется В. В. Копержинским также действием засухи. Аналогичное толкование этому явлению приводилось в подобных опытах с другими сельскохозяйственными растениями [Максимов, 1952]. Возможно, однако, что никакое повышение площади листовой поверхности и увеличение полива существенно не увеличат урожай репродуктивных органов, если он достиг своего максимума, обусловленного свойствами сорта и средой. Напротив, все меры, направленные к дальнейшему увеличению вегетативной массы, в подобных случаях приведут лишь к еще большему снижению урожая семян, вплоть до полного прекращения плодоношения. Теоретические вопросы развития особи в условиях различной густоты наиболее полно изложены в работе К. М. Завадского [1961], где даются критерии оптимальности густоты популяции, оптимального размера особи и др. Существует корреляция между величиной плодов и площадью листовой поверхности у яблони [Haller, Magness, 1925; Murneek, 1926; Kobel, 1931]. Рост плодов вызывает уменьшение листовой поверхности [Гареев, 1957а]. При удалении листьев у яблони вес плодов уменьшается, но сорта с малым периодом цветения такой связи не имеют, а у сорта Кальвиль наблюдается увеличение веса плодов после обрезки побегов [Ряднова, Шелюто, 1932]. Обработка хлоратом магния подсолнечника и клеверны вызывала дефолиацию растений и увеличение урожая семян с них с одновременным повышением качества семян [Прокофьев, 1965]. Сахаристость плодов у яблони выше, если на один плод приходится больше листьев [Кобель, 1957]. Сильнорослые деревья яблони и груши отличаются низким качеством плодов [Пашкевич, 1911, 1930]. При снятии плодов увеличивается рост растений томата и повышается содержание азота в них [Murneek, 1926]. Удаление плодов у сои и шпината также резко повышает количество листьев и вегетативной массы этих растений [Leopold, Janick, 1959].

Подавление вегетативного роста льна находится в связи с паличием на растениях завязывающихся коробочек, как это было выяснено при их обрывании в различном количестве [Туманов, Гареев, 1951]. Разновидности капусты не приносят одно-



временно питательной обильной листвы, а также и много семян [Дарвин, 1937]. Известны многочисленные факты существования антагонистических отношений между урожаем соломы и зерна у сельскохозяйственных зерновых культур [Фрувирт, 1905].

Ю. Одум [1975] приводит данные, показывающие, что при выведении новых сортов зерновых удается лишь изменить соотношение компонентов зерно/солома, которые перераспределяются одно за счет другого, однако общая продукция сухого вещества остается той же самой. Вес плодушек у яблони находится в обратной пропорциональной зависимости от числа семян, которое они производят [Рябов, 1932]. Но взаимосвязь между ростом в высоту и урожаем семян у сосны [Баню, Марян, 1963] не найдена. Уменьшение листовой поверхности на 25% у яровой пшеницы понижает урожай зерна [Эйдельман, 1933]. Но при уменьшении листовой поверхности до 10% урожай зерна и продукции сухого вещества выше, чем у контрольных растений. Энергия газового обмена у поврежденных растений также выше: если удалено листовой поверхности больше чем на 10%, то урожай зерна падает [Щеглова, Чернышева, 1933]. Деревья бессемянных сортов яблони истощаются при плодоношении гораздо меньше, несмотря на обильный урожай, чем деревья семяночных сортов; то же наблюдается у апельсина и многих других плодовых [Де-Фриз, 1910]. С увеличением глубины заделки семян от 2 до 8 см прочность побегов овса повышается и снижается степень полегания, но урожай зерна и соломы при этом уменьшается [Годнев, Терентьева, 1952]. Высокая работоспособность имеющихся вегетативных органов у растений была обусловлена воздействием на них значительного числа растущих семян, но в то же время подавлялись образование новых вегетативных органов и рост старых [Туманов, Гареев, 1951]. Увеличение семенной продукции задерживает образование каучука в корнях тау-сагыза при некоторых агротехнических приемах [Добрунов, 1947]. Величина листьев у фасоли связана с величиной ее семян [Steinmetz, Арпу, 1932].

В заключение отметим, что во взаимосвязи находятся следующие органы и процессы роста и развития: рост — цветение, рост — плодоношение, рост — число цветочных почек, рост — опадение цветков и завязей, число цветочных почек — число вегетативных почек, число цветков — число листьев, размер листьев — обилие цветения, площадь листовой поверхности — число и размер цветков, высота растений — диаметр соцветий, удаление листьев — изменение числа цветочных почек, удаление цветков — изменение объема и качества вегетативной массы, отсутствие цветения — усиление роста, прореживание цветков — увеличение роста побегов и веса листьев, рост — количество и качество плодов, урожай — размер плодового дерева, урожай — прирост побегов следующего года, урожай семян — урожай семян следующего года, плодоношение — зимостойкость растений, цветение и плодоношение — рост надземной и подземной частей, число ли-

стья — плодоношение, размер листьев — плодоношение, плодоношение — устойчивость к заболеваниям, механические повреждения вегетативной части — усиление плодоношения, площадь листовой поверхности — урожай семян, дефолиация — количество и качество плодоношения.

Таким образом, множество фактов, приведенных выше, не оставляет сомнения в том, что почти все процессы роста и репродукции у растений взаимосвязаны. Эта связь не всегда являет-

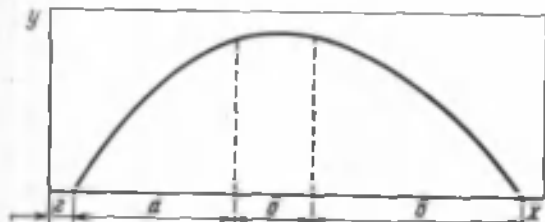


Рис. 7. Схема количественной зависимости между вегетативной ( $x$ ) и репродуктивной ( $y$ ) массой у растений

( $a$  — 2 см. в тексте)

ся отрицательной, в некоторых случаях она выражается положительной корреляцией, а иногда и отсутствует. Частично противоречивость некоторых из приведенных литературных данных, по-видимому, можно объяснить влиянием каких-либо специфических условий в экспериментах. Однако более вероятно существование взаимосвязи процессов роста и репродукции, изображаемой схематично кривой, например типа параболической функции (рис. 7). Участок кривой  $a$  соответствует периоду, когда и вегетативная и репродуктивная масса растения нарастают одновременно, т. е. между ними имеется положительная корреляция, на участке  $b$  — создается некоторое равновесие между процессами роста и развития, в это время связь между ними отсутствует, так как верхняя часть кривой примерно параллельна оси абсцисс; на участке  $c$  зависимость между ростом и репродукционными процессами изменяется на обратную. Таким образом, направление взаимосвязи, как я думаю, зависит от фазы онтогенеза растения, а количественные параметры кривой — от вида растения и отчасти от условий среды, в которых оно находится.

Приведенная схема (рис. 7) позволяет предварительно объяснить противоречия в изложенных выше некоторых результатах опытов; она дает также некоторую общую основу для построения причинных взаимосвязей в процессах роста и репродукции. В пользу этой схемы свидетельствуют также и некоторые непосредственные наблюдения растениеводов. Так, при слишком слабом росте плодовые деревья образуют только цветки, а плодов не приносят или плодоносят раз в два года, при нормальном росте плодоносят раз в два года или ежегодно, при сильном росте не образуют цветков [Kobel, 1931]. М. Е. Софронюв [1912] также отмечал, что рост дерева и его плодоношение находятся в известном антагонизме, в этом явлении он различал

три случая, соответствующие как бы началу, середине и концу куполообразной кривой (рис. 7): 1) рост угнетает плодоношение, 2) рост и плодоношение находятся в состоянии равновесия, 3) плодоношение угнетает рост.

При изучении плодоношения культурных сортов вишни было установлено, что максимальный урожай плодов наблюдается на побегах определенной длины — 30—35 см. На побегах короче этого урожай бывал меньше. На побегах длиннее указанного оптимального размера урожай также снижался, так как на удлинённых побегах цветочные почки не образовывались, а закладывались только ростовые почки [Веньяминов, 1934]. И у хвойных видов также плохо растущие и чрезмерно сильно растущие деревья равно дают малый урожай шишек [Крамер, Козловский, 1963].

Таким образом, процессы роста и репродукции могут быть взаимосвязаны по правилу оптимума, которое приближенно может быть выражено уравнением двускатной параболы  $y = a - bx - cx^2$ . В качестве более точной формы выражения правила оптимума П. В. Терентьев [1963] рекомендовал уравнение

$$y = \frac{x}{a + bx + cx^2}$$

При некоторой симметричности кривых такого типа коэффициент корреляции может быть равен нулю или иметь небольшое значение. Поэтому при исследовании взаимосвязей процессов репродукции и роста коэффициент корреляции можно использовать лишь после графического исследования формы связи. Отрезок  $z$  на рис. 7 также имеет определенный биологический смысл, поскольку растение никогда не приступает к процессам репродукции, прежде чем не достигнет некоторого минимума вегетативной массы. Так, например, карликовая разновидность сои высотой около 25 см плодоносит уже слабо [Stewart, 1927], хотя карликовая разновидность высотой 45 см плодоносит удовлетворительно [Woodworth, 1923].

По-видимому, взаимосвязь процессов роста и репродукции более отчетливо выражается у однолетних растений ввиду отсутствия у них зимующей «буферной» массы, которая может сделать незаметными процессы взаимодействия. Так, при стерилизации колосьев у многолетних злаков появление новых побегов этим заметно не стимулируется, а у однолетних злаков при стерилизации колосьев интенсифицируется появление новых побегов [Скрипчинский, 1958]. Еще более, вероятно, завуалированы взаимоотношения роста и репродукции у деревьев, так как ствол дерева служит довольно емким резерватом питательных веществ. На основании изучения репродукции у различных систематических групп растений А. Нэйлор делает вывод, что ростовая субстанция оказывает антагонистическое действие на цветение [Naylor, 1952].

Относительно явлений возмещающей изменчивости в жизни растений Г. Спенсер [1870] указывал, что сила размножения у всех организмов возрастает, когда их самоподдержание становится очень легким, например при обильном питании, но излишний рост ослабляет плодonoшение.

За основу взаимоотношений между ростом и развитием также принимают противоречие между питанием — количественным прибавлением к организму и репродукцией, которая всегда является убылью от общей массы организма. Поскольку у организмов, размножающихся бесполо, репродукция есть непрерывный рост, возникает интересный вопрос об определении оптимального размера тела таких организмов. Репродукция имеет тенденцию ограничить рост всего организма или его части. Анализ процессов репродукции у высокоорганизованных организмов труден, ибо остается неопределенным лимит роста. В неблагоприятных условиях, например при недостатке питания, бесполое размножение организмов заменяется половым. Не случайно поэтому цветки у многих видов появляются на концах ветвей, где питание хуже всего, что связывается с различным градиентом метаболизма по высоте растения [Thomson, Geddes, 1931]. В. Лумис [Loomis, 1953] предложил теорию баланса с частичным антагонизмом между вегетативной и репродуктивной частями, объясняя гормонами взаимодействия между ними. Изучая взаимосвязи роста и репродукции у виноградной лозы, Н. Константинеску [Constantinescu, 1964] указал, что незнание противоречий между этими процессами ведет к значительным потерям плодов и что рост и репродукция противоречивы при одновременном протекании обоих процессов и находятся в положительной связи при раздельном их прохождении.

Предполагалось также, что плодonoшение, останавливая вегетативный рост, само себя ограничивает, так как этим же создаются условия для появления лишь определенного количества плодов, ибо чем больше был вегетативный рост у данного растения, тем больший урожай оно способно дать. Поэтому для успешного протекания вегетативного роста и плодonoшения эти два явления у многих растений разделены во времени: сначала идет интенсивный рост, затем он сменяется обильным плодonoшением. У органов плодonoшения способность подавлять рост, вероятно, возникла в результате приспособления организма к недостаточно благоприятной внешней среде. Так, лимон в благоприятных условиях роста и растет, и плодonoсит, хотя созревание плодов при этом замедляется. Отсюда сделан вывод, что представление об антагонизме между вегетативным ростом и генеративным развитием несостоятельно, так как это только определенная последовательность явлений [Туманов, Гареев, 1951]. Это утверждение, по-видимому, следует несколько уточнить, поскольку отрицание противоречий в организме не соответствует основному диалектическому взгляду на живое, если под антагонизмом авторы понимают противоречия. Кроме того, не совсем

верно резко разделять генеративные и ростовые процессы, как две ступени развития, изолированные во времени. Вероятно, более соответствует действительности положение [Сабинин, 1963] о том, что трудно найти границы между ростом и развитием и том смысле, что рост и развитие,— напротив, явления тесно связанные, обуславливающие друг друга и вместе с тем противоречивые, т. е. составляющие диалектическое единство противоречий.

### Взаимосвязи репродукции и продолжительности жизни

В практике плодоводства было замечено, что продолжительность жизни дерева яблони сильно зависит от сорта и конкретных условий среды. Однако попыток изучения и классификации этих фактов не делалось. Наиболее широко известным примером из данной группы взаимосвязей может служить карликовое садоводство. Сорта яблони, привитые на карликовых подвоях дусене и парадизке, становятся чрезвычайно продуктивными, рано вступают в плодоношение, но недолговечны. Карликовые деревья яблони обычно отмирают через 15—20 лет плодоношения, причем сорта яблони, хотя и не отличающиеся слаброслостью (при одинаковых подвоях), но обильно плодоносящие, например Боровника, Пелинка литовская, Тиролька, Челлини, Зимний золотой пармен и другие, также имеют меньшую продолжительность жизни деревьев [Пашкевич, 1911, 1930] вследствие скорого истощения большими урожаями. Таким образом, сочетание уменьшения продолжительности жизни со слаброслостью растений не обязательно, и, по-видимому, репродукционные процессы могут влиять на продолжительность жизни растений более непосредственно. Соотношение между репродуктивными процессами и продолжительностью жизни растений может изменять географическая среда. Так, например, один и тот же вид декоративных деревьев и кустарников плодоносит на юге гораздо обильнее и чаще, чем на севере. Такое обильное плодоношение нередко вызывает ослабление роста и сокращение продолжительности жизни деревьев. Более долговечны плодовые ветви у яблони, если на них закладывается меньше цветочных почек [Гареев, 1957а]. Замечено, что обычно у древесных рано вступают в пору плодоношения болезненные, слабые и большей частью недолго существующие растения [Гильдеман, 1849]. У хлопчатника вегетативные побеги более долговечны, чем генеративные [Мауэр, 1954], однако сомнительна причинная связь этого факта с неодинаковым типом ветвления у тех и других побегов. По наблюдениям Ф. Гильдебрандта, *Conium maculatum* L., *Digitalis* sp., *Miosotis silvalica* Hoffm., *Anchusa officinalis* L. не отмирают осенью, как обычно, если растения этих видов не исчерпали свой запас питательных веществ на плодоношение, и, напротив, поликарпические виды, например *Malva silvestris* L., иногда погибают после первого плодоношения, если оно было

очень обильным; продолжительность жизни растений может увеличиваться также за счет отсутствия цветения или плодоношения в результате действия заморозков [Hildebrandt, 1882]. Однолетние растения живут дольше, если они не плодоносят [Декандоль, 1839]. Г. Клебс [1905] также указывал, что продолжительность жизни у однолетних и двулетних растений может быть увеличена устранением плодоношения и хорошим питанием. Последнее, вероятно, воздействует на продолжительность жизни лишь косвенно, через усиление роста. Плодоносившие экземпляры гречихи, нута, горчицы, конопли и люпина созревали и засыхали, а экземпляры тех же видов с удаленными цветками были зелеными, со всеми листьями и накопили гораздо больше сухой массы [Тарановская, 1927]. Удаление всех завязывающихся коробочек у льна привело к значительному увеличению продолжительности жизни подопытных растений; таким образом, можно превращать некоторые, но не все однолетние растения в многолетние [Туманов, Гареев, 1951].

Продолжительность жизни у растений женского пола больше, чем у мужских [Molisch, 1929]. Возможно, это происходит потому, что мужские цветки производят больше репродуктивной массы, чем женские. В результате подробного рассмотрения многих факторов А. Вайсман [Weismann, 1882] считал, что имеется обратная зависимость между продолжительностью жизни и плодovitостью особей, а Э. Солсбери полагал, что репродуктивная способность, несомненно, коррелирует со смертностью у растений [Salisbury, 1942]. Другие авторы на разных объектах и с несколько других точек зрения констатируют факт тесной зависимости продолжительности жизни от репродукционных процессов. Например, более долговечные древесные виды позже вступают в фазу плодоношения [Гильдеман, 1837; Molisch, 1929]. Продолжительность жизни растений сильно сокращается в результате интенсификации процессов роста и развития [Казарян, 1959]. Быстрее старятся те организмы, которые не растут после половой зрелости [Williams, 1957].

### **Взаимосвязи репродукции и фаз онтогенеза**

Рассматриваемая в этом разделе группа взаимосвязей свойств является также сравнительно малозученным вопросом. Имеются лишь отдельные, не связанные между собой наблюдения, главным образом, из области плодоводства. Известно, что наиболее крупные плоды дерево приносит достигнув определенного возраста, который И. В. Мичурин называл оптимальным; вишня сорта Любская дает мелкие плоды, но начинает плодоносить с двух лет; плодоношение же многих сортов вишни с крупными и сладкими плодами начинается лишь через 5—8 лет после прививки [Мичурин, 1948]. В. В. Пашкевич в цитированных выше работах считал необходимым выяснить корреляции между началом плодоношения и плодovitостью сорта при изучении вопроса

об урожайности. Указывалось на существование зависимости между весом плодов и началом плодоношения у сильнорослых сортов яблони [Зайцев, 1960]. В дополнение к последней работе мы приводим более полную биометрическую характеристику изучаемой совокупности и уравнение регрессии этой зависимости.

Были обработаны данные справочной литературы и собственные наблюдения по 34 сортам яблони. Приведем данные о возрасте начала плодоношения и весе плодов.

Сорт	Среднее нача- ло плодоноше- ния (x), года	Средний вес плодов (y), г	Сорт	Среднее нача- ло плодоноше- ния (x), года	Средний вес плодов (y), г
Анис алый	7	65	Китайка золотая ранняя	5	40
Анис омский	5	25	Китайка саянская	7	30
Анис полосатый	7	70	Макрокарпа	3	9
Апорт красный	7	250	Нелобедимое Грелля	3	15
Астраханское белое	8	95	Пепия шафранный	6	85
Астраханское красное	6	70	Ренетка желтая	4	12
Башкирский красавец	6	80	Ренет бергамотный	8	150
Бельфлер-китайка	8	187	Розмарин русский	8	120
Бессемянка мичуринская	7	133	Сеянец пудовщины	3	8
Бойкен	7	160	Скрут белый	8	86
Депутатское	4	35	Скрыжалель	7	160
Долгое	4	10	Славянка	6	107
Ермак	4	15	Суйслепер	7	70
Исилькульское № 1	5	52	Тажное	3	12
Исилькульское № 3	5	50	Трансцендент	4	30
Исилькульское № 6	5	57	Тунгус	4	21
Кандиль-китайка	8	127	Челдон желтый	4	1

Показанная совокупность сортов имеет следующие биометрические параметры.

	Возраст начала пло- доношения, годы	Вес плодов, г
Средняя арифметическая	6,2	79,4
Медиана	6,3	72
Мода	7,2	45,5
Максимальное значение	8	250
Минимальное значение	3	8
Среднее квадратическое отклонение	1,69	59,8
Коэффициент вариации	27,4%	75,4%
Коэффициент асимметрии	-0,58	0,57
Показатель эксцесса кривой распределения	-1,34	-1,23

Коэффициент корреляции между возрастом начала плодоношения (x) и средним весом плодов (y)  $r = +0,78 \pm 0,066$ . Ряд y был исследован при помощи вычисления и анализа приращений,

конечные разности которых стабилизировались на втором порядке. Вследствие этого выбрана парабола второй степени для выражения уравнения регрессии, коэффициенты которого вычислены по методу наименьших квадратов:

$$y = 0,11 - 3,3x + 2,6x^2,$$

где  $y$  — вес плодов в г, а  $x$  — возраст начала плодоношения сильно-рослых сортов яблони. Кривая, соответствующая этому уравнению, изображена на рис. 8. Точки 1 и 2 на рисунке сильно от-

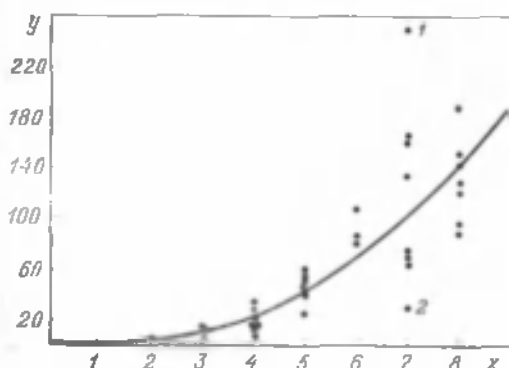


Рис. 8. Зависимость массы плодов (в г) от возраста начала плодоношения в годах у сильно-рослых сортов яблони

По оси абсцисс возраст деревьев при первом их плодоношении; по оси ординат — вес плодов. Точки 1 и 2 обозначены эмпирические данные по сортам Апорт красный и Китайка саянская

клоняются от нее. Они соответствуют эмпирическим данным по сортам Апорт красный и Китайка саянская, видимо относящимся к другим, генетически отличным популяциям, нежели большинство наших сортов. О некоторой качественной неоднородности изучаемой совокупности сортов яблони свидетельствует и небольшая двухвершинность кривой распределения частот вариационного ряда по началу плодоношения, а также знак и величина показателя эксцесса обоих рядов ( $-1,34$ ;  $-1,23$ ; табл. 1.08).

И. В. Мичурин [1948] писал, что в первые годы плодоношения гибридных сеянцев плоды могут быть мелкими и безвкусными, а в последующие годы на том же дереве — более крупными и вкусными. Этот факт можно объяснить тем, что в период, предшествующий плодоношению, дерево всегда усиленно растет; начало плодоношения служит переломным пунктом, после которого ассимиляты направляются главным образом на репродукцию. Однако изменение распределения питательных веществ в пользу репродуктивных органов не может произойти за один сезон, и вследствие этого в первые годы плоды бывают еще мелкими и безвкусными. Г. Спенсер [1870] также объяснял малое плодоношение молодых особей тем, что у них рост еще мешает половому генезису. У скороспелых сортов яблони процессы жизнедеятельности проходят более интенсивно, начиная с семени, чем у позднеспелых сортов [Черненко, 1950].

Древесные виды с легкими плодами достигают половой зрелости раньше, чем виды с тяжелыми плодами [Büsgen, 1927].



Пальма *Lodoicea sechellarum* Labill., среди растений приносящая самые крупные плоды (до 16,4 кг весом), начинает плодоносить в возрасте 30 лет [Salisbury, 1942]. У сосны обыкновенной интенсивность цветения обратно пропорциональна возрасту или порядку ветви [Repvall, 1914], т. е. плодоношение с возрастом уменьшается, как это известно из практики лесоводства и садоводства. Махровые цветки зацветают раньше и цветут дольше, чем простые цветки того же вида, из-за отсутствия плодов на растениях с махровыми цветками [Декандоль, 1839].

Фенодаты также обнаруживают связь с качественными или количественными особенностями репродукции. Позднее созревание урожая обычно имеет следствием увеличение веса плодов у плодовых деревьев и увеличение урожая сельскохозяйственных культур [Фрувирт, 1905]. Чем раньше созревает плод у вишни, тем хуже всхожесть семени из него [Рябов, 1932]. Чем позже зацветает в данном сезоне дерево яблони, тем крупнее плоды, которые оно приносит [Denpe, 1963]. Исследуя особенности образования цветочных почек у яблони, Э. Гарсев [1957а] пришел к выводу, что между генеративными и ростовыми процессами существует глубокая связь во времени. Так, образование цветочных почек начинается только по окончании или при резком ослаблении годовичного прироста дерева. В период же роста побегов, независимо от условий, цветочные почки не образуются. Ускорение половой зрелости у хлопчатника достигается поздним посевом [Кренке, 1933—1935]. Удлинение сезона плодоношения (при окулировке растений дымом) способствует увеличению веса плодов у ананаса [Overbeek, 1952—1953].

Зависимость веса плодов от начала плодоношения у яблони (см. выше) относится к многолетнему растению. Интересно выяснить, насколько применима такая зависимость к однолетникам. С этой целью биометрическими методами были обработаны данные о длине плода и продолжительности периода до созревания плодов у 150 сортов огурца [Филов, 1948]. В приведенном ниже исследовании выявляется наличие у огурца корреляционной связи между числом дней от посева до первого сбора плодов ( $x$ ) и длиной плодов в см ( $y$ ). После нанесения этих данных на график и их выравнивания по способу групповых средних была получена эмпирическая линия регрессии, выражающая зависимость длины плода огурца от продолжительности периода его роста (ломаная линия на рис. 9). Как можно заключить по форме и положению эмпирической линии регрессии, между изучаемыми явлениями имеется криволинейная связь. Для определения силы этой связи и ее достоверности было вычислено корреляционное отношение:  $\eta = 0,48 \pm 0,07$ .

Таким образом, зависимость величины плодов от продолжительности периода между посевом растения и началом плодоношения имеет значение не только для деревьев, но и для травянистых однолетников. Можно предполагать существование такой зависимости и у остальных жизненных форм растений, хотя

это нуждается в доказательстве. Следовательно, чтобы увеличить вес плодов растения, можно рекомендовать вести селекцию в направлении удлинения предплодоносного периода этого растения; и, напротив, сокращение срока созревания может сопровождаться уменьшением веса плодов.

Срок созревания, очевидно, не может быть сокращен меньше определенного возраста, раньше которого репродукция невозможна. Должен существовать и максимум продолжительности

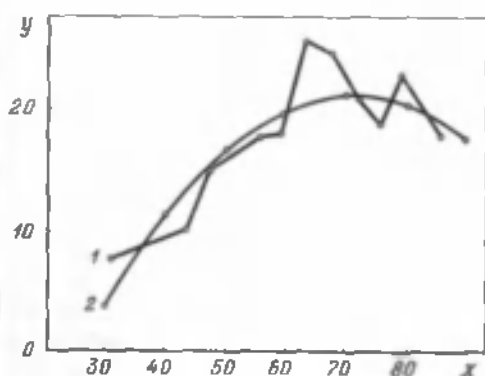


Рис. 9. Зависимость длины плодов ( $y$ ) от продолжительности периода их выращивания ( $x$ ) в днях у огурца

1 — эмпирическая и 2 — теоретическая линии регрессии

периода созревания плодов. Для определения этих двух точек по способу наименьших квадратов была вычислена теоретическая линия регрессии:  $y = 30,63 + 1,46x - 0,01025x^2$ , где  $y$  — длина плода огурца в см,  $x$  — период созревания плодов. Алгебраическая экстраполяция этой линии дает минимум созревания плодов огурца:  $x_1 = 25,4$  дня и максимум:  $x_2 = 117,6$  дня, что и может служить примерным указанием на продолжительность периода созревания плодов у огурца. Теоретическая линия регрессии на рис. 9 позволяет номографически определять приблизительную величину плодов у огурца в зависимости от продолжительности периода от посева до первого сбора плодов (в днях).

Установлена отрицательная корреляция между урожаем — периодом роста, весом 1000 зерен и периодом роста у разновидностей пшеницы [Chinoy, 1966]. Однако в совокупности из 214 сортов ячменя выявлена положительная зависимость между продолжительностью вегетационного периода и весом 1000 зерен [Зайцев, 1973].

## Рост

Приведем примеры, указывающие на то, что и в пределах собственно вегетативной сферы, между разными ее частями, наблюдается возмещающая изменчивость. При удалении части листьев у растений свеклы снижается вес корнеплодов, причем листья наружных и внутренних ярусов являются неодинаковыми по степени их влияния на рост корнеплодов. Удаление листьев внутренних ярусов всегда связано с потерей урожая корнеплодов, а

удаление наружных листьев после определенного возраста на урожай заметно не влияет, так как растущие листья потребляют питательные вещества на свой рост, а заканчивающие рост «работают на урожай» [Коновалов, 1943]. Подробное изучение ростовых процессов у четырех сортов картофеля показало, что рост подземных частей происходит параллельно увеличению массы ботвы [Bartholdi, 1942]. Число побегов у растений картофеля находится в положительной зависимости с числом посаженных клубней и урожаем новых клубней [Картофель, 1970]. На различных сельскохозяйственных растениях также установлено, что увеличение корневой системы прямо пропорционально росту надземной части и обилию плодоношения [Красовская, 1955]. Мощность корневой системы томата находится в положительной корреляции со степенью ветвления и силой роста надземных частей растения [Брежнев, 1964]. Прямая зависимость между весом кроны и корней замечена у кустов чая [Саннидзе, 1960]. Относительно механизма взаимодействия между надземной частью и корнями известно, что надземные органы могут использовать запасные вещества из семян только тогда, когда у семян удалены корни, действующие на рост надземных частей, главным образом посредством пуклинновых кислот [Magtos, 1959]. Всякое повреждение и ограничение роста надземных органов вызывало уменьшение массы корней и их ослабление у томата [Гупало, 1960]. Р. Досталь [1956] наблюдал стимуляцию роста растений при росте корней и его торможение при увеличении листовой поверхности вследствие различия в процессах обмена у этих двух органов.

Кроме приведенных случаев положительной корреляции между количественными показателями надземной части и подземных органов имеются указания на существование обратной взаимосвязи или отрицательной корреляции между этими же частями. Так, усиленный рост листьев луковичных всегда связан с ослаблением формирования луковиц, и, наоборот, быстрое образование луковиц приводит к понижению степени облиственности растений [Чайлахяц, 1959]. Спад интенсивности роста корней у плодовых древесных культур совпадает с началом роста побегов, а у цветущих растений в это время спад роста корней еще глубже; следовательно, ритм роста корней взаимосвязан с ритмом роста и развития надземных частей [Воронова, 1966]. Большую скорость роста корней при отсутствии урожая плодов также наблюдали у яблони [Rogers, 1939]. Удаление побегов у семян иногда усиливает рост корней [Keeble et al., 1930], имеются и другие аналогичные примеры этого [Pearsall, 1923; Виноград, 1938]. По-видимому, противоречие в выводах у разных авторов объясняется тем, что для опытов брали различные виды растений и на разных фазах онтогенеза, так как до некоторого возраста рост корней может быть прямо пропорциональным росту надземной части, а затем начинает отставать за счет отвлечения большей части питательных веществ в надземную часть.

У луковичных и некоторых других растений понимание явлений возмещающей изменчивости осложняется также особенностями морфогенеза их органов, испытавших метаморфоз. Немалое значение имеет, видимо, и то обстоятельство, что удаление частей растений может оказывать на них влияние патологического типа.

Встречаются также указания и на отсутствие взаимосвязей между процессами роста надземной и подземной частей у растений. Так, при изучении роста сеянцев 4 видов древесных и травянистых растений было обнаружено, что рост корней у них не зависит от роста побегов [Кпу, 1894]. Опыты П. Альсмик [Альсмик, 1933] показали, что у картофеля сначала идет параллельное нарастание массы ботвы и клубней, а затем кривые их нарастания пересекаются и происходит уменьшение веса ботвы при продолжающемся увеличении веса клубней.

Таким образом, как и следовало ожидать, во взаимосвязях надземной части и подземных органов главную роль, по-видимому, играют криволинейные функции, которые в зависимости от фазы онтогенеза имеют различный знак. По данным В. Лумиса [Loomis, 1953], имеется постоянное равновесие между корнем и надземной частью растения. Этим Лумис объясняет и все другие корреляции в растительных организмах.

Количественные признаки растений связаны с некоторыми их качественными показателями. Например, имеются сорта овса, которые дают много соломы, но низкого кормового качества; увеличение веса корнеплодов у сахарной свеклы обычно вызывает понижение в них содержания сахара; у картофеля много клубней дают большей частью сорта с низким содержанием крахмала в клубнях [Фрувирт, 1905]. При увеличении прочности побегов овса снижается урожай соломы и зерна [Годнев, Терентьева, 1952]. При лучшем питании растений кенафа волокно, добываемое из него, становится хуже по качеству [Нестерович, 1931]. Энергичные ростовые процессы у тау-сагыза несовместимы с одновременным интенсивным образованием каучука [Добрунов, 1949]. Взаимосвязаны между собой также и компоненты химического состава растений: так, у картофеля уменьшение одного минерального компонента в составе золы всегда влечет за собой увеличение содержания другого [Картофель, 1970].

Вегетативная масса в пределах надземной части обладает значительной пластичностью; ее габитус изменяется в зависимости от внешних воздействий, однако в количественном отношении масса надземной части остается приблизительно одинаковой, какой она должна быть для определенной фазы онтогенеза у данного вида растения. Так, наблюдения над видами жимолости, интродуцированными в Ленинград с юга, показали, что надземная часть кустов перераспределяется в сторону уменьшения высоты растений и увеличения числа стволов или кустистости [Зайцев, 1962]; то же явление на многих видах можно наблюдать в Полярно-Альпийском ботаническом саду Мурман-

ской области. Подавление роста какого-либо побега у растений ячменя вызывает тенденцию к восстановлению нарушенного равновесия путем усиления роста других частей особи [Красовская, 1929]. При удалении всех боковых ветвей у сосны обыкновенной резко повышается рост верхушечного побега [Dorand, 1931]. Удаление пазушных почек у *Coleus* также вызывает удлинение побегов, увеличение листьев и более быстрый рост главного побега [Jacobs, Bullwinkel, 1953]. Детальная модель взаимосвязей роста побегов, основанная главным образом на биохимических агентах, разработана для молодых деревьев яблони [Jan-kiewicz, 1972]. Между высотой растений и размером листа у папоротники, табака, мака, космоса, флокса и настурции имеется положительная корреляция [Берг, 1956].

Взаимосвязь площади листовой поверхности с приростом древесных растений изучена рядом авторов и, как уже указывалось выше, их выводы были несходными. Существование положительной корреляции между количеством хвои и величиной прироста ствола доказывают данные Г. Бургера [Burger, 1953]. Прирост побегов и увеличение листовой поверхности на них у персика происходят параллельно [Кружилин, 1954]. Чем длиннее побеги у яблони, тем крупнее на них листья [Полищук, 1947]. Другие авторы нашли отрицательную корреляцию между этими же процессами. Так, с увеличением длины побегов у яблони падает площадь листовой поверхности [Ряднова, Шелиюто, 1932]. Имеются случаи отсутствия взаимосвязи между приростом и листовой поверхностью. Например, при изучении производительности деревьев шелковицы было установлено, что диаметр ствола и урожай листа не находятся в непосредственной причинной связи, так как повышение урожайности листа с увеличением диаметра ствола происходит далеко не равномерно, а в отдельных случаях с увеличением диаметра, напротив, наблюдается снижение листоносности. Объясняется это тем, что диаметр и урожай листа зависят от биотипа вида, возраста, типа формовки кроны, экологических условий, агротехники и др. [Федоров, 1957]. Кроме этого здесь может иметь место более сложная криволинейная зависимость, определить которую бывает трудно из-за специфики материала. Например, найдена логарифмическая зависимость между весом листы и диаметром дерева на высоте груди [Родионов, 1956]. Осложняется это явление также и тем, что, вероятно, существует чередование максимального прироста в высоту и по диаметру через год, как это наблюдается у сосны обыкновенной [Hustich, 1948—1949]. Отмечена также взаимосвязь величины листовой поверхности и прироста у *Pinus taeda* L. [Young, Kramer, 1952; Labyak, Schumacher, 1954].

Дефолиация деревьев вызывала голодание растений и уменьшение прироста у лиственницы [Hager, 1913]. Много примеров уменьшения роста древесных видов в связи с потерей у них листьев приводят П. Крамер и Г. Козловский [1963].

В пределах листовой системы наблюдали следующие соотношения. Если больше плоских листьев в образуемой ими спирали на побеге, то ширина их меньше, и наоборот [Бекетов, 1959]. Уменьшение числа листьев на растении вызывает увеличение площади одного листа, а также и ее продуктивности [Гортикова, 1940]: например, у винограда уменьшение количества листьев обуславливает повышение энергии ассимиляции у оставшихся листьев [Молчанова, 1959].

По данным Н. И. Дубровицкой [1961], обрезка верхушки в молодом возрасте растения способствует задержке старения оставшихся листьев, что сказывается на увеличении продолжительности их роста и срока жизни (томат, эвкалипт, лимон). Наконец, существуют явления компенсационной изменчивости и в пределах одного листа; так, при удалении листовой пластинки оставшиеся черешки вырастают больше, чем черешки у целых листьев [MacDougal, 1903].

Существует ряд теорий роста, но наиболее крупное общебиологическое значение имело установление основной закономерности роста, известное под названием кривой Сакса. Подробный критический обзор большинства теорий роста и их математических интерпретаций дан в книге Д. А. Сабинина [1963], которая может быть рекомендована как основное руководство для ознакомления с данной проблемой. Ценным является указание Д. А. Сабинина о том, что рост не обязательно сопровождается количественным увеличением, ибо организм не только растет, но может в то же самое время интенсивно разрушаться, и баланс созидания и распада может быть равен нулю или даже быть отрицательным, т. е. будет наблюдаться убыль сухого вещества. Этим обстоятельством отчасти можно объяснить некоторые противоречия в результатах различных опытов по проблеме роста и развития. Отметим также, что как и в предыдущих парах взаимосвязей в пределах вегетативной сферы может быть найден прагматический оптимум. Так, например, установлено, что наиболее рационально «работает» хвоя у тех деревьев пихты, которые занимают среднее и слабо господствующее положение, а у сильнорослых деревьев слишком много хвои, которая «работает» непродуктивно. У древесных пород во многих случаях [Burger, 1929, 1953] можно найти оптимальное соотношение площади хвои и ее производительности.

### **Взаимосвязи роста и продолжительности жизни**

Гильдебрандт [Hildebrandt, 1882] справедливо отмечал, что изменение продолжительности жизни у растений всегда связано с их морфологическими изменениями. Н. И. Дубровицкая [1957, 1961] сделала вывод о том, что продолжительность жизни растений и их органов является эволюционно сложившимся признаком, широко смещаемым в известных пределах внешними условиями. Подробное изучение вопроса о продолжительности

жизни растений привело к заключению, что она находится в прямой пропорциональной зависимости от величины растений и темпа обмена вещества. Например, последовательность: цветки, листья, ствол — соответствует как увеличению продолжительности жизни этих органов, так и снижению интенсивности их дыхания [Molisch, 1929]. Однако одни из самых долговечных деревьев на земле при возрасте 4200 лет имеют всего 10 м высоты. Это насаждение *Pinus aristata* Engelm., обнаруженное Э. Шульманом в горах Уайт-Монтэн (Сиерра-Невада) на высоте 3000 м над уровнем моря, где проходит верхняя граница леса. Уникальное насаждение находится в 100 км от Национального парка секвой. В результате своих исследований Э. Шульман установил, что деревья достигают наибольшей продолжительности жизни, когда растут медленно, на сухих местах [Huber, 1958], что отмечалось и раньше [Декандоль, 1893]. Долговечность открытых Э. Шульманом сосен, а также секвой объясняют не только своеобразием экологических условий, но и отсутствием вредителей и болезней на них [Wagener, 1954]. Однако отсутствие болезней и вредителей как раз и может быть следствием высокой жизнеспособности этих деревьев, обусловленной благоприятными экологическими условиями. Известно, что вредители нападают в первую очередь на ослабленные деревья [Римский-Корсаков, 1949]. Произрастающие в восточной Гренландии древесные растения имели следующие возраст и высоту: *Salix arctica* Pall. — 100 лет и 30 см, *Betula nana* E. — 40 лет и 10 см, *Vaccinia uliginosum* L. — 93 года и 6 мм в диаметре, *Dryas octopetala* L. — 25 лет и 3 мм в диаметре [Kraus, 1873]. Вероятно, эти растения испытывали физиологическую сухость. Аналогичные примеры малорослости при большом возрасте древесных растений, произрастающих на севере в высоких широтах, приводят и другие авторы [Kihlman, 1890]. В результате изучения онтогенеза различных растений было обнаружено, что долговечность растений сопряжена со слабым темпом роста и развития; при интенсивном росте и развитии, напротив, крайне сокращается продолжительность жизни [Казарян, 1959]. Так, деревья менее долговечны в теплом поясе земли, чем те же виды на севере [Гильдемей, 1837]. Быстрорастущие тропические деревья, например *Dendrocalamus giganteus*, *Albizzia falcata*, *Musa sapientum*, обычно недолговечны, а особи последнего вида живут меньше 20 лет [Ричардс, 1965]. Укорочение периода жизни может быть следствием недостатка влаги, что ослабляет рост, а это влечет за собой усиление плодоношения, что, в свою очередь, сокращает продолжительность жизни. Сравнивая приведенные данные с вышеизложенным мнением Г. Молиша, можно заметить, что в них больше выступает в качестве основного фактора изменения продолжительности жизни темп обмена веществ, чем величина растений. Таким образом, имеется некоторое расхождение между выводом Г. Молиша и данными других авторов. Поскольку к гипотезе Молиша доказательства не

приводятся, а факты других исследователей немногочисленны и относятся к единичным видам, нельзя с уверенностью считать истинной ни ту, ни другую точку зрения.

С целью внести некоторую степень достоверности в то или иное из приведенных суждений было выполнено биометрическое исследование взаимосвязи между возрастом и высотой стволов у деревьев различных видов. Для обработки были со-

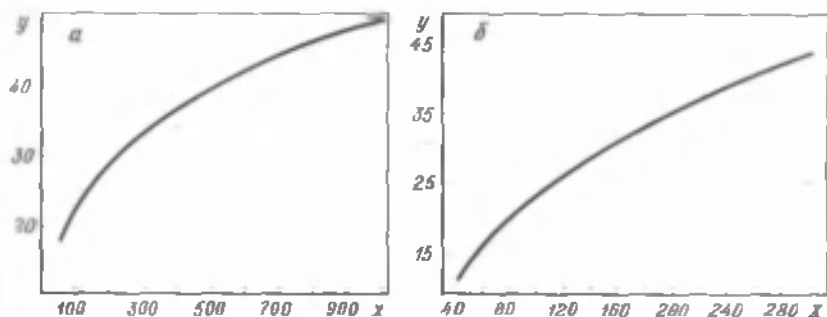


Рис. 10. Зависимость высоты (в м) деревьев (y) от продолжительности жизни (x) в годах по максимальным (а) и средним (б) данным для 49 древесных видов

Теоретические линии регрессии построены по уравнению: для а:  $y=5,25 x^{0,33}$ , для б:  $y=3,33 x^{0,33}$

браны данные о размерах и продолжительности жизни деревьев, рассеянные в литературе [Kanngiesser, 1907, 1909; Molisch, 1929; Благовещенский, 1941; Рубцов, 1953; Нагорный и др., 1963; и др.]. На рис. 10, а показана зависимость максимальной высоты от максимальной продолжительности жизни у 15 хвойных и 34 лиственных видов, а на рис. 10, б — зависимость средней высоты от возраста тех же видов. Совокупность данных с максимальными значениями характеризуется в табл. 3. Максимальный возраст, которого достигают особи рассмотренной совокупности хвойных и лиственных видов, — 1000 лет. Данные по возрасту варьируют больше у лиственных; по-видимому, это происходит потому, что определять возраст у них несколько труднее. Однако высота лиственных видов деревьев варьирует меньше, чем у хвойных, что видно при сравнении коэффициентов вариации тех и других. Хвойные в целом долговечнее лиственных — 504 года против 319 лет. После сравнения этих совокупностей при помощи критерия Стьюдента действительно оказалось, что деревья хвойных видов долговечнее и выше лиственных видов:

$$t = \frac{504 - 319}{\sqrt{60,24^2 + 40,22^2}} = 2,55,$$



Таблица 3. Биометрическая характеристика совокупностей: хвойные виды, лиственные виды, хвойные и лиственные вместе;  $x$ —возраст в годах,  $y$ —высота деревьев в м (максимальные данные)

Биометрический показатель	Хвойные		Лиственные		Хвойные+лиственные	
	$x$	$y$	$x$	$y$	$x$	$y$
Численность совокупности	15	15	34	34	49	49
Минимальное значение	200	20	80	15	80	15
Максимальное значение	1000	90	1000	50	1000	90
Средняя арифметическая	504	47,38	319	29,09	375,6	34,673
Ошибка средней	60,24	4,696	40,22	1,43	35,6	2,11
Среднее квадратическое отклонение (сигма)	233,5	18,2	234,5	8,36	249	14,74
Ошибка сигмы	40,59	3,32	28,43	1,01	25,2	1,49
Коэффициент вариации, %	43,2	38,4	73,6	28,8	66,2	42,4
Показатель точности опыта, %	11,1	9,9	12,6	4,9	9,5	6,06

т. е. различие по возрасту достоверно с вероятностью  $P=0,95$ , при которой  $t$  должно быть больше 2,00. Различие по высоте деревьев хвойных и лиственных:

$$t = \frac{47,33 - 29,09}{\sqrt{4,70^2 + 1,43^2}} = 3,76$$

достоверно с вероятностью 0,999. Следовательно, хвойные и лиственные виды представляют собой разнородные совокупности, различающиеся по среднему возрасту, по средней высоте деревьев и по степени варьирования названных признаков, если учитывать их максимальные значения. Однако различие между хвойными и лиственными видами скорее количественное, чем качественное, так как, несмотря на различную тенденцию в расположении, точки, соответствующие данным по хвойным и по лиственным видам, располагаются приблизительно по одному типу криволинейной зависимости. Поэтому хвойные и лиственные виды для определения типа функциональной зависимости у них между максимальными возрастом и высотой деревьев, принимая во внимание также и не очень большое число данных, объединены в одну совокупность. Эта зависимость выражается теоретической линией регрессии на рис. 10, а, ее уравнение:  $y = -5,248x^{0,321}$ , где  $x$  — максимальный возраст дерева,  $y$  — максимальная высота его.

Такая же обработка была произведена по совокупности средних данных по возрасту и высоте деревьев разных видов, зависимость между которыми изображается теоретической линией регрессии (рис. 10, б) по уравнению  $y = 3,329x^{0,883}$ , где  $x$  — средний возраст дерева,  $y$  — его средняя высота.

Зависимость между возрастом в пределах от 40 до 300 лет и высотой деревьев по средним их значениям также удовлетворительно передается приближенным уравнением  $y = 13,11 + 0,0668x$ , где те же обозначения.

Однако последнее уравнение при экстраполяции дает  $y > 0$ , при  $x = 0$ , что не соответствует логике, ибо дерево не может иметь высоту при возрасте, равном 0. Сравнение групп видов с максимальными возрастом и высотой деревьев с группой из тех же видов, но со средними величинами высоты и возраста деревьев, показало, что эти совокупности различаются больше, чем различаются хвойные и лиственные виды внутри каждой из этих групп по тем же признакам. Так, критерий Стьюдента при сравнении совокупностей по максимальным и по средним данным по возрасту деревьев равен:

$$t = \frac{376,60 - 155,61}{\sqrt{35,60^2 + 10,84^2}} = 5,92,$$

по высоте:

$$t = \frac{34,67 - 22,21}{\sqrt{2,11^2 + 0,98^2}} = 5,3.$$

Как отмечено выше, этот критерий — при оценке различия между хвойными и лиственными видами в совокупности из максимальных данных по возрасту  $t = 2,55$ , по высоте деревьев —  $t = 3,76$ , т. е. меньше приведенных. В совокупности же из средних данных, биометрические параметры которой представлены в табл. 4, хвойные виды отличаются от лиственных по возрасту:

$$t = \frac{220,00 - 127,20}{\sqrt{19,94^2 + 9,52^2}} = 4,2.$$

и по высоте:

$$t = \frac{27,00 - 20,10}{\sqrt{2,12^2 + 0,86^2}} = 2,29,$$

что также меньше, чем соответствующие значения критерия при сравнении совокупностей из средних и максимальных данных. Следовательно, имеется больше оснований различать совокупности из максимальных и средних значений возраста и высоты деревьев, чем отличать хвойные и лиственные виды по тем же признакам. Заметим, что все приведенные выше значения критерия Стьюдента соответствуют стандартным уровням вероятности в смысле достоверности различий.

Для проверки гипотезы Молиша о взаимосвязи продолжи-

**Таблица 4. Биометрическая характеристика совокупностей: хвойные виды, лиственные виды, хвойные и лиственные вместе;  $x$  — возраст в годах,  $y$  — высота в м (средние данные)**

Биометрический показатель	Хвойные		Лиственные		Хвойные + лиственные	
	$x$	$y$	$x$	$y$	$x$	$y$
Численность совокупности	15	15	34	34	49	49
Минимальное значение	100	15	40	10	40	10
Максимальное значение	300	40	300	30	300	40
Средняя арифметическая	220	27	127,2	20,1	155,61	22,21
Ошибка средней	19,94	2,12	9,52	0,86	10,84	0,98
Среднее квадратическое отклонение (сигма)	77,3	8,22	55,5	5,03	75,8	6,88
Ошибка сигмы	14,10	1,50	6,73	0,61	7,66	0,69
Коэффициент вариации	35,2	30,4	43,6	25,0	48,7	0,9
Показатель точности опыта	9,1	7,8	7,5	4,3	6,6	4,42

**Таблица 5. Зависимость высоты деревьев от продолжительности их жизни**

Статистический показатель	Хвойные виды	Лиственные виды	Хвойные и лиственные виды
Средние данные			
Численность совокупности	15	34	49
Величина корреляционного отношения	0,63	0,65	0,42
Ошибка	$\pm 0,22$	$\pm 0,16$	$\pm 0,13$
Величина критерия достоверности	2,87	4,06	3,12
Максимальные данные			
Численность совокупности	15	34	49
Величина корреляционного отношения	0,73	0,54	0,79
Ошибка	$\pm 0,19$	$\pm 0,15$	$\pm 0,09$
Величина критерия достоверности	3,90	3,62	9,01

тельности жизни и размера у древесных растений было вычислено 6 корреляционных отношений, которые приведены в табл. 5 с их ошибками и оценкой достоверности. Более высокой оказалась степень взаимосвязи между высотой деревьев и их возрастом у хвойных видов по максимальным данным, где  $\eta = 0,73 \pm \pm 0,19$ , и в целом по совокупности из максимальных данных, где  $\eta = 0,79 \pm 0,09$ . Возможно, что деревья, выделяющиеся по своим размерам и продолжительности жизни, измерялись более тщательно, и что легче было определить возраст у хвойных видов. Некоторый интерес представляет решение вопроса при помощи

биометрии о принадлежности того или иного вида к деревьям или кустарникам как жизненным формам. Так, при составлении вышеприведенных совокупностей возник вопрос об отнесении к деревьям *Acer campestre* L. и *Juniperus communis* L., которые имели по средним данным в 100 лет 12 м высоты и в 200 лет 5 м высоты соответственно. Оценка этих данных по формулам, применяемым с этой целью в биометрии, показала, что ни клен полевой, ни можжевельник обыкновенный не являются артефактами по отношению к прочим деревьям, т. е. должны быть отнесены к деревьям как жизненной форме.

В заключение отметим, что величина древесных растений вполне достоверно зависит от продолжительности их жизни и выражается показательной функцией. Интересно, что зависимость между весом ветвей ( $W$ ) и их возрастом ( $t$ ) у кустарников также выражается уравнением показательной функции  $W = 0,01165 t^{2,281}$  [Whittaker, 1962]. П. Крамер и Т. Козловский [1963] в качестве всеобщей закономерности для древесных растений принимают, что в годичном цикле рост у них идет по S-образной кривой, а в дальнейшем, в зависимости от возраста, по кривой, аналогичной тем, которые были получены на рис. 10, а, б. Отметим также, что в зависимости роста — продолжительность жизни, как и в других рассмотренных выше взаимозависимостях, имеется наиболее хозяйственно-выгодное, оптимальное положение. Например, наибольшей продуктивности сухого вещества береза достигает в 40—60 лет, а затем ее продуктивность падает [Möller et al., 1954]. Таким образом, предположение Г. Молиша о соотношении между размерами и продолжительностью жизни у древесных растений в целом подтверждается биометрическим исследованием различных данных с высокой достоверностью. По-видимому, темп обмена веществ играет более важную роль в продолжительности жизни, так как логически величина растений есть до некоторой степени функция соответствующего темпа обмена веществ. Темп обмена веществ и величина растений находятся в определенном соответствии, когда растение произрастает в оптимальных условиях и, вероятно, поэтому между ними нет особой диспропорции, как это имело место в приведенных выше данных, относящихся к умеренной зоне Европы. В высоких широтах и высоко в горах соответствие между величиной растений и темпом обмена веществ нарушается ввиду недостаточного энергетического баланса. Растение вынуждено отдавать большую часть энергии метаболизма на развитие и самосохранение в суровых условиях. На рост вегетативной сферы отводится лишь тот необходимый первоначальный минимум, без которого репродукция в дальнейшем невозможна. Отсюда ясно, что наиболее важной функцией жизнедеятельности растения является репродукция, так как всегда в крайних условиях у растений, размножающихся половым путем, в первую очередь сохраняется именно эта функция за счет

подавления вегетативного роста, который на большей части онтогенеза является второстепенной стороной жизнедеятельности по сравнению с репродукцией. По наблюдениям автора в тундре между Дудинкой и Норильском и к северу от последнего цветки у тех видов, которые встречаются и значительно южнее, не изменяют своих размеров, в то время как вегетативная часть этих растений редуцируется зачастую до наименьшего возможного предела. Это же явление наблюдается и у горных видов растений. При этом почти всегда продолжительность жизни растений увеличивается как за счет уменьшения вегетативной массы, так и за счет снижения повторяемости лет с обильным цветением и плодоношением. Таким образом, продолжительность жизни в данном случае до некоторой степени является совместной функцией роста и репродукции.

Аналогичной проверке следовало бы также подвергнуть предложение о том, что у животных нет прямой связи между их величиной и продолжительностью жизни [Нагорный, 1948]. Вероятно, эта зависимость со своими особенностями имеется и у животных. Для дальнейшего изучения проблемы взаимосвязи между величиной тела, продолжительностью жизни и темпом обмена веществ у организмов необходима разработка объективного количественного и универсального показателя темпа обмена веществ, который имел бы достаточно широкое применение.

### Взаимосвязи роста и фаз онтогенеза

Влияние роста и состояния вегетативной сферы растения на фазы онтогенеза, т. е. влияние количества и качества вегетативной массы на время наступления фаз онтогенеза у растений, можно было бы не выделять в качестве самостоятельного раздела, тем более что нижеприведенные примеры относятся к фазе репродукции. Однако явления возмещающей изменчивости с учетом фактора времени представляют новый, самостоятельный вопрос, который требует особого рассмотрения, ввиду того что многие биологические явления недостаточно изучены во времени. Исследование взаимосвязей между процессами роста и фазами онтогенеза имеет значение для практики растениеводства в том случае, когда ведется селекция на скороплодность, скороспелость. В данном разделе рассмотрены примеры влияния на время наступления репродукции питания, скорости роста, темпа обмена веществ, повреждений вегетативной сферы, количества вегетативной массы растения и влияние репродуктивной фазы онтогенеза на рост.

На возраст начала и максимального плодоношения фруктовых деревьев влияют почва и климат. Начало плодоношения задерживается в случае плодородных почв и обильных осадков [Чендлер, 1935]. Названные факторы усиливают рост растений, и поэтому на время начала плодоношения они могут влиять посредством усиления вегетативного роста, что задерживает цве-

тение. Так, А. Декандоль [1839] отмечал, что растения, хорошо поливаемые и возделываемые на плодородной почве, цветут позднее, чем на сухой и бедной почве. По той же причине, вероятно, растения в горшках часто зацветают раньше, чем в грунте, так как искусственно созданным условиям роста нередко сопутствует недостаточное снабжение питательными веществами и влагой, что ослабляет рост и ускоряет цветение. Сухая почва ускоряет плодоношение древесных пород, поэтому на юге растения плодоносят раньше, чем на севере [Гильдеман, 1837; Декандоль, 1839]. На элементы женского и мужского пола различно влияет внешняя среда. Так, у однодомных растений условия среды, ускоряющие развитие, способствуют увеличению признаков женского пола, которое вообще происходит в максимальной степени в период затухания роста. В раннем возрасте у однодомных растений преобладают мужские, а в более позднем возрасте — женские цветки [Минина, 1952].

Нарушения питания вызывают угнетение вегетативного роста (нанизм), что, в свою очередь, обуславливает преждевременное цветение. При этом отмечается важное обстоятельство, что как бы рано растение ни зацвело, это не может произойти ранее достижения им некоторого минимума вегетативного роста [Diels, 1906].

Чем деревья долговечнее и чем медленнее растут, тем позже они зацветают [Декандоль, 1839]. Прекращение роста скелетных частей плодового дерева служит показателем начала плодоношения [Шитт, 1937]. Исследования 21 сорта яблони домашней показали, что у скороплодных сортов ветвление однолетних растений более сильное, чем у позднеплодных. У скороспелых сортов раньше заканчивается рост побегов осенью, раньше появляется осенняя окраска листьев и начинается листопад [Дубровицкая, Базавлук, 1951].

При изучении метаболизма хлопчатника обнаружено, что скороспелый сорт имел более высокую активность фотосинтеза, чем среднепозднеспелый [Тощевикова, 1950].

В практике садоводства известны многие способы механических повреждений вегетативной сферы, которые ведут к ускорению наступления фазы репродукции у плодовых деревьев, например кольцевание побегов, обрезка, повреждение корней, в том числе обычная пересадка и др.

Искусственное уменьшение числа листьев на растении ведет к увеличению площади отдельного листа и его продуктивности, но не влияет на наступление даты цветения [Гортикова, 1940]. В. Н. Любименко [1921, 1922] в экспериментах с желтым люпином также отмечал, что время зацветания растений не изменяется при искусственном уменьшении их листовой поверхности. Однако Н. А. Майсурян [1956] рекомендует дефолиацию бобовых растений производить раствором цианамиды кальция или каустической соды в качестве средства для более раннего созревания бобов. Возможно, что дефолиация больше влияет на вре-

мя созревания плодов, чем на время зацветания растений. В агротехнический комплекс культуры хлопчатника входит чеканка побегов, посредством которой достигается ускорение созревания растений. Растения томата, с которых удаляли листья, раньше закладывали почки и цвели, чем контрольные [Heipze, 1959].

Растения с меньшей вегетативной массой развиваются быстрее. Так, увеличение размеров дерева сопровождается задержкой плодоношения [Чендлер, 1935]. Более поздно зацветают особи голубики с большим диаметром стволиков, и, напротив, раньше зацветают тонкоствольные экземпляры [Hindle et al., 1957]. Скороспелые сорта кукурузы обычно низкорослые, а позднеспелые — высокорослые [Фрувирт, 1915]. Число листьев у кукурузы является показателем длины вегетационного периода у данного растения, а число междоузлий больше у особей, зацветающих позднее [Кулешов, 1931]. У позднеспелых сортов картофеля вес ботвы, число побегов и клубней больше, чем у ранних сортов [Альсьмик, 1933]. Плоды на растении самостригущегося томата, имеющем в среднем около 1 м в диаметре, созревали раньше, чем на растении, имеющем около 1,8 м в диаметре [Yeager, 1927]. Растения карликовой разновидности сои около 46 см высоты плодоносят раньше, чем нормальные [Woodworth, 1923]. Короткоплетистые формы огурца более скороспелые, чем длинноплетистые [Филов, 1948].

Изучив онтогенез у ряда растений, М. Чайлахян [1959] указал, что у семенных растений генеративное развитие обычно задерживает рост, но у поликарпических многолетников и древесных видов этого не происходит, ввиду того что на побегах имеются плодовые и вегетативные почки. С появлением колоса рост листьев у пшеницы прекращается, а рост колоса останавливается тогда, когда созревают пыльники. Такие временные задержки роста, обусловленные оттоком питания в колос или из старого листа в молодой, или в корень, вызывают так называемые малые волны на кривой роста Сакса [Благовещенский, 1925]. У *Mimulus Tilingii* Rgl. (*M. luteus* L.) не образуется горизонтальных побегов у основания вертикального побега, если последний зацвел, и, напротив, нецветущие экземпляры образуют много горизонтальных побегов, при этом максимум вегетативного роста никогда не совпадает с максимумом репродукции [Vöchting, 1893].

Таким образом, количественное уменьшение вегетативной массы (до некоторого обязательного минимума), ее повреждение, плохое качественное состояние, вызванное патологическими изменениями, недостатком питания, влаги и другими причинами, влекут за собой ускорение онтогенеза, в частности — более раннее наступление процессов репродукции.

**КОРРЕЛЯЦИИ  
НЕКОТОРЫХ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ  
У СОРТОВ ГЕЛЕНИУМА ОСЕННЕГО**

Многочисленные факты корреляционных связей между различными морфологическими и физиологическими признаками, рассеянные в литературе, обычно приводятся как единичные случаи или полутные второстепенные наблюдения на очень небольшом числе повторностей, что видно из предыдущего раздела. Поэтому представляет интерес количественное изучение морфологических зависимостей на репрезентативной совокупности особей одного полиморфного вида, охватывающей достаточно полно разнообразие видовых признаков. Наибольшее разнообразие отклонений от признака типа обычно наблюдается среди культивируемых форм вида, особенно у декоративных растений. Таким образом, совокупность сортов какого-либо декоративного вида, насколько это возможно, свободного от межвидовых гибридизационных влияний, можно считать наиболее подходящим объектом для количественного изучения изменчивости некоторых видовых признаков. Такого рода совокупности являются также подходящим объектом для изучения корреляционных связей, ибо чем более широк диапазон изменчивости признаков в однородной совокупности, тем более детально и полно удастся выявить тенденцию взаимосвязи между ними. Из объектов, имевшихся в распоряжении автора, наиболее полно отвечала поставленным условиям коллекция сортов декоративного травянистого многолетника гелениума осеннего (*Helenium autumnale* L.) из семейства сложноцветных.

С 1967 по 1970 г. на коллекционном участке малораспространенных травянистых многолетников отдела цветоводства Главного ботанического сада АН СССР (Москва) у 22 сортов гелениума осеннего были измерены четыре признака: высота растений ( $x$ ), число соцветий ( $y$ ) и побегов ( $u$ ) на них, диаметр соцветий ( $z$ ). Данные затем были обработаны методами математической статистики [Зайцев, 1977]. Сравнительный анализ видовых и сортовых признаков гелениума показал их значительную неустойчивость в зависимости от условий среды. Так, два сорта в одном году могут достоверно различаться друг от друга, например, по высоте растений, а в другом году они же по этому признаку не различаются (см. главу 3). Корреляционные же связи являются отражением более глубоких причинных взаимосвязей жизненных функций организма, и в этом отношении они — более устойчивые и постоянные признаки, принадлежащие по таксономическому рангу не менее чем к родовым или даже признакам семейства. Конечно, это касается не столько арифметической величины показателей, сколько направления и типа связи.

Между указанными четырьмя признаками вычисляли парные коэффициенты корреляции, прямые и обратные корреляционные



отношения и показатели корреляции рангов, а также частные коэффициенты корреляции в зависимости от особенностей экспериментального материала и цели обработки. Некоторые, наиболее характерные эмпирические линии регрессии были аппроксимированы главным образом по уравнению параболы второй степени.

Признаки растения обычно связаны в единый комплекс или плеяду взаимосвязей, поэтому выявление парных взаимосвязей имеет самостоятельное практическое значение лишь тогда, когда эти связи сильно выражены. В большинстве случаев показатели парных связей целесообразно вычислять лишь для их последующего анализа методами множественной корреляции, например путем вычисления частных коэффициентов корреляции, благодаря которым нередко удается выявить более полную структуру взаимосвязей комплекса признаков, что и представляет собой большей частью конечный результат подобных исследований. Поэтому обсуждаемые ниже парные взаимосвязи следует рассматривать в основном как этап, необходимый для перехода к изучению общей структуры комплекса этих взаимосвязей, которая будет рассмотрена далее.

\* \* \*

**Высота растений ( $x$ ) и число соцветий ( $y$ ).** Корреляционные взаимосвязи высоты растений и числа соцветий относятся к числу наиболее важных, или базовых, так как определяют в основном структуру взаимосвязей между вегетативной и репродуктивной массами у растений, и поэтому они рассмотрены здесь более детально, чем остальные виды взаимосвязей. Следующие четыре аспекта взаимосвязей высоты и числа соцветий у растений гелениума рассмотрены на трех группах особей, различающихся между собой возрастом, сортовым составом и способом учета побегов.

1. Однолетние особи в совокупности сортов. Весной 1967 г. растения гелениума делили и пересаживали, а осенью того же года измеряли высоту побегов и подсчитывали число соцветий на каждом отдельном побеге, отходящем от шейки корня. Всего было учтено указанным образом 434 побега на 324 особях, относящихся к 15 сортам. Так как во взаимосвязях между высотой растений и числом цветков на них не всегда бывает ясно, какой из этих двух признаков является причиной или аргументом, то вопрос о направлении взаимосвязи в данном случае был решен при помощи вычисления прямого и обратного корреляционных отношений. Данные измерений 434 побегов гелениума сведены в корреляционную решетку (табл. 6), где приводятся также значения эмпирических линий регрессии:  $y/x$  и  $x/y$ , необходимые для вычисления корреляционных отношений и уравнений парабол. Оба корреляционных отношения, прямое ( $\eta_{x/y} = 0,435$ ) и обратное ( $\eta_{y/x} = 0,427$ ), достоверны даже по до-

Таблица 6. Распределение 434 вертикальных побегов гелениума осеяного по высоте в см и числу соцветий на них (1967 г.)

Число соцветий ( $y$ ), $M_y=107,2$	Высота побегов ( $x$ ), $M_x=90,07$										$y$	$x/y$
	34	46	58	70	82	94	106	118	130	142		
310	—	1	—	—	—	3	1	1	—	—	6	92,0
270	—	—	—	2	3	1	—	—	2	—	8	92,5
230	—	—	—	2	3	1	5	3	3	1	18	105,3
190	—	—	1	1	3	4	16	5	5	2	37	107,3
150	—	—	2	5	15	21	27	3	6	1	80	97,8
110	—	1	6	13	12	25	34	—	—	1	91	91,6
70	—	1	4	31	13	15	19	2	1	1	87	85,6
30	3	12	12	36	3	19	18	2	4	—	107	78,1
$f_x$	3	15	24	90	52	89	118	16	21	6	434	—
$y/x$	30,0	56,7	70,0	73,8	127,7	108,1	116,9	143,1	155,7	156,7	—	—

верительному уровню  $P_s'=0,999$ , что служит указанием на сильную связь между высотой растений и числом соцветий на них.

Поскольку соответствующее корреляционное отношение по величине больше ( $0,435 > 0,427$ ), заключаем, что высота побегов больше зависит от числа соцветий на них, чем наоборот — число соцветий от высоты растений. Следовательно, в рассматриваемой парной взаимосвязи число соцветий — аргумент, а высота побегов — функция.

На рис. 11 графически представлена зависимость числа соцветий от высоты растений, а на рис. 12 — обратная зависимость — высоты растений от числа соцветий. Оба вида зависимости аппроксимированы параболой второй степени по способу наименьших квадратов (в скобках указана ошибка уравнения):

$$y = -30,68 + 2,03 x - 0,005 x^2 (\pm 12,5 \text{ соцветий}),$$

$$x = 64,02 + 0,39 y - 0,001 y^2 (\pm 4,4 \text{ см}),$$

где:  $y$  — число соцветий,  $x$  — высота растений.

Двускатная линия регрессии на рис. 12 достигает максимума, после которого с дальнейшим увеличением числа соцветий высота побегов уменьшается.

Оптимальное для декоративности соотношение признаков, т. е. обеспечивающее наибольшее число соцветий (190 на одну особь), достигается при высоте растений 102 см. Однако средняя арифметическая высоты растений всей совокупности сортов в 1967 г. была 89,8 см, а среднее число соцветий — 148,5. Таким образом, в 1967 г. вследствие недостаточного использования агротехнических приемов не были полностью реализованы декоративные возможности посадок гелениума. Если бы средняя высота растений в этом году была около 102 см, то на них было бы значительно больше соцветий. Вместе с тем чрезмерный рост в высоту особей гелениума, т. е. свыше 102 см, также привел бы

к сокращению числа соцветий на них, что показывает необходимость соблюдения именно оптимального соотношения признаков путем соответствующего режима агротехники.

Из сравнения рис. 11 и 12 следует, что не всегда более ясно выражает суть зависимости прямая или, напротив, обратная эмпирическая линия регрессии. Для нахождения оптимальных значений двух взаимосвязанных признаков необходимо вычислить и начертить обе формы эмпирической линии регрессии, за-

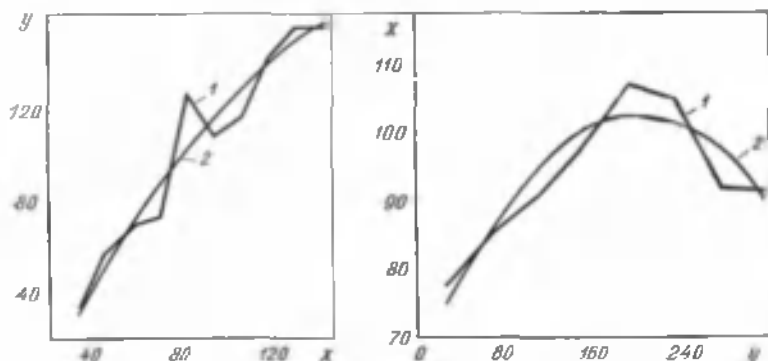


Рис. 11. Зависимость числа соцветий ( $y$ ) от высоты растений ( $x$ ) у гелинума осеннего

1 — эмпирическая линия регрессии; 2 — ее аппроксимация параболой:  $y = -30,66 + 2,03 x - 0,005 x^2$

Рис. 12. Зависимость высоты растений ( $x$ ) от числа соцветий ( $y$ ) на них у гелинума

1 — эмпирическая линия регрессии; 2 — ее аппроксимация параболой:  $x = 64,02 + 0,39 y - 0,001 y^2$

тем выбрать ту, форма которой более приближается к двускатной кривой, например, на рис. 12.

Итак, взаимосвязь двух признаков — высота побегов и число соцветий на них — криволинейная, по типу двускатной кривой, что согласуется с данными, полученными на других растениях [Зайцев, 1967].

2. Двухлетние особи в совокупности сортов. Осенью 1968 г. число соцветий на 270 двухлетних особях гелинума, относящихся к 15 сортам, подсчитывалось в целом на растении, чтобы выяснить, в каком случае связь между числом соцветий и высотой растений будет выступать яснее: при суммарном учете соцветий по каждой особи, или на каждый вертикальный побег, отходящий от шейки корня (как это делалось в 1967 г.). Ответ на поставленный вопрос может также указывать на степень индивидуализации вертикальных побегов в процессе их обособления в отдельные растения (см. далее). В табл. 7 приведены данные этих измерений в форме корреля-

Таблица 7. Распределение 270 особей гелениума по высоте ( $x$ ) и числу соцветий ( $y$ ) на них (1968 г.)

Число соцветий	Высота растений, см							$f_y$	$x/y$
	88	103	118	133	148	163	178		
84	2	6	4	3	5	2	1	23	126,5
218	1	2	11	18	17	7	1	57	137,2
352	1	5	5	14	26	4	4	59	140,1
486	—	1	1	14	25	18	—	59	147,7
620	—	4	5	7	27	13	1	57	144,3
754	1	—	1	2	7	2	—	13	141,1
888	—	—	—	—	—	1	—	1	163,0
1022	—	—	—	—	—	1	—	1	163,0
$f_x$	5	18	27	58	107	48	7	270	—
$y/x$	298	315	327	375	443	486	333	—	—

ционной решетки, где  $y/x$  и  $x/y$  — значения прямой и обратной линей регрессии.

Руководствуясь графиком эмпирической линии регрессии, можно заключить, что зависимость числа соцветий от высоты растений также двузначная, т. е. близка к параболической, во всяком случае, она может быть передана двускатной кривой регрессии (график здесь не приводится, так как он сходен с линией на рис. 12). Коэффициент корреляции для рассматриваемой связи оказался равным  $r = +0,26$ , а прямое корреляционное отношение:  $\eta = 0,30$ , оба показателя достоверны с высокой степенью надежности. Графический анализ этой зависимости показал, что максимальное число соцветий на одной двулетней особи гелениума (485 соцветий) достигается при высоте ее примерно 163 см, что является соотношением, близким к оптимальному для этих признаков у растений, не подвергавшихся делению. Более точно оптимальное соотношение может быть найдено при помощи иной кривой, поиски закона которой в данном случае не оправданы принятой здесь точностью величины признаков. Высота растений и число соцветий на них в 1968 г. составляют 142 см и 418, что меньше оптимальных значений. Следовательно, в посадках за этот год также полностью не реализованы их декоративные возможности из-за недостаточной высокой агротехники, вследствие чего значительное число особей не достигло своей оптимальной высоты (163 см), и число соцветий на них было меньше возможного (485 соцветий на особь).

3. Двулетние особи трех сортов. Незначительное различие обоих показателей корреляции по величине в только что рассмотренном случае означает не то, что связь может быть выражена прямой линией, а то, что связь между признаками неясно выражена из-за каких-то мешающих факторов.

Принимая во внимание расположение частот в корреляционной табл. 7, можно заметить, что связь между высотой расте-

ний и числом соцветий на них в целом выступает нечетко. Одной из причин этого может быть неоднородность изучаемой совокупности, состоящей из 15 сортов гелениума. Поэтому та же взаимосвязь, чтобы исключить влияние общего фона смешанной совокупности, была рассмотрена в отдельности по каждому из трех сортов, коэффициент корреляции между высотой двулетних растений и числом соцветий у них по данным 1968 г. равен у 'Moerheim Beauty':  $r=0,90 \pm 0,06$ , 'Granatstern':  $r=0,64 \pm 0,12$ , 'Biedermeier':  $r=0,52 \pm 0,10$ .

Все три приведенных коэффициента корреляции достоверны не менее чем на 95%-ном уровне значимости и по величине значительно больше, чем полученные выше по смешанной совокупности из 15 сортов, представленных 270 особями ( $r=0,26$ ;  $\eta=0,30$ ). Таким образом, действительно, в более однородной выборке, т. е. в пределах одного сорта, взаимосвязь признаков проявляется более четко. У всех трех сортов в пределах конкретных данных эта связь графически сходная и положительная: чем больше высота растений, тем больше на них соцветий. Эмпирические линии регрессии аппроксимированы следующими уравнениями параболы второй степени (в том же порядке сортов):

$$y = -790,00 + 11,144 x - 0,021455 x^2;$$

$$y = -1878,2 + 23,554 x - 0,051384 x^2;$$

$$y = -2698,9 + 36,904 x - 0,10471 x^2 \text{ (рис. 13),}$$

которые вычислены по методу наименьших квадратов.

Теоретические линии регрессии у всех трех сортов представляют собой как бы начало двускатной кривой, видимо, вследствие того, что один сорт не отражает всей амплитуды изменчивости, присущей виду — гелениуму осеннему. Этот факт подтверждает положение о том, что для изучения корреляций наиболее подходят совокупности из растений, имеющие достаточное число сортов (см. с. 56), благодаря которым спектр изменчивости признаков данного вида представлен более широко.

4. Индивидуализация побегов гелениума. Одновременно на рассмотренных группах растений были получены данные о степени индивидуализации вертикальных побегов, идущих от шейки корня, и правомерности холистического или мерологического подхода к этим побегам и особи гелениума. С этой целью в 1967 г. соцветия подсчитывали на каждом отдельном побеге, идущем от шейки корня, а в 1968 г. число соцветий учитывали в целом на особи. В качестве исходной предпосылки было принято, что сила корреляций одних и тех же признаков должна быть больше там, где меньше степень индивидуализации побегов.

В том случае, если число соцветий подсчитывалось в отдельности на каждом вертикальном побеге, корреляционные отношения между числом соцветий и высотой побегов были 0,435 и 0,427, как это показано в данных за 1967 г. Показатель корреля-

ции рангов для среднесортových данных по тем же признакам за 1967 г. был равен  $\rho_{xy} = +0,56$ .

Если же число соцветий учитывалось в целом на растении, как это рассмотрено в данных за 1968 г., то связь между высотой растений и числом соцветий на них становится слабее: коэффициент корреляции  $r = +0,26$ , а корреляционное отношение  $\eta = 0,30$ . Из этого следует, что вертикальные побеги, отходящие от шейки корня у гелениума, по-видимому, в большей степени отдельные растения, чем компоненты единой особи.

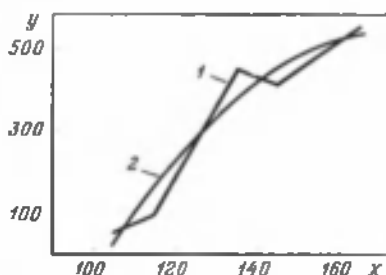


Рис. 13. Зависимость числа соцветий ( $y$ ) от высоты растений ( $x$ ) у сорта гелениума Biedermeier

1 — эмпирическая линия регрессии,  
2 — ее аппроксимация параболой

**Высота растений ( $x$ ) и диаметр соцветий ( $z$ ).** Между высотой растений и диаметром соцветий, по-видимому, существует слабая корреляционная связь, на что указывает величина коэффициента корреляции рангов по Спирмену, которая для среднесортových данных за 1967 г. равна  $\rho_{xz} = 0,21$ , однако это не является достоверным значением. Коэффициент корреляции оказался также недостоверным для тех же данных:  $r = 0,12$ , его ошибка с преобразованием по Фишеру:  $m_1 = 0,28$ .

Для контроля были вычислены коэффициенты корреляции между высотой растений и диаметром соцветий по данным за три года (1968, 1969, 1970); они оказались равными соответственно:  $-0,0049$ ,  $+0,27$ ,  $-0,20$  и все три были недостоверными. Сравнивая коэффициенты вариации из табл. 35—38 и табл. 43, видим, что диаметр соцветий относится к наименее варьирующим из рассматриваемых признаков, поэтому его взаимосвязи с ним обнаружить труднее. Кроме того, объем выборки, в данном случае ограниченный числом сортов, был, по-видимому, недостаточным. Возможно, что выявлению парной взаимосвязи между  $x$  и  $z$  в данном случае мешает также влияние двух других признаков (см. ниже).

**Высота растений ( $x$ ) и число побегов ( $u$ ).** Зависимость высоты растений от числа побегов на них у гелениума в целом по совокупности сортов по измерениям 1967 г. показана в табл. 8, по данным которой вычислено уравнение параболы, аппроксимирующее эмпирическую линию регрессии на рис. 14.

$$x = 83,037 + 7,4550 u - 1,3657 u^2.$$

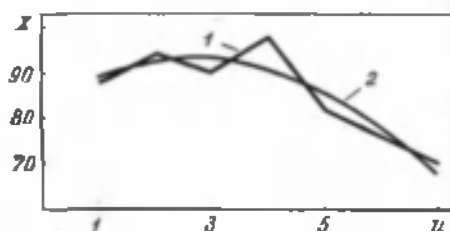
Несмотря на то что теоретическая линия регрессии (2) удов-

летворительно совпадает с эмпирической кривой (1), в данном случае показатели связи не вычисляли, так как число точек кривой недостаточно (в табл. 8 их всего 7), чтобы судить о корреляции. Поэтому лишь рис. 14 может дать примерное представление о типе связи между высотой вертикальных побегов осенью и их числом на одну особь гелениума у растений, которые делились весной этого же года.

Связь эта графически и аналитически выражается двускатной параболой; следовательно, можно найти оптимальное соот-

Рис. 14. Зависимость высоты растений ( $x$ ) от числа побегов на них ( $u$ ) у гелениума

1 — эмпирическая линия регрессии.  
2 — ее аппроксимация параболой



ношение между высотой делившейся особи и числом побегов, из которых она состоит. Например, соответственно рис. 14 оптимально следует считать высоту особи около 92 см с 3—4 побегами на ней, что определяется ординатой и абсциссой точки максимума параболы 2 на этом рисунке.

У двулетних растений связь между числом побегов и высотой растений по совокупности сортов изучалась осенью 1968 г. на данных измерений 269 особей. По частотам корреляционной решетки (в работе она не приводится) были вычислены: квадраты коэффициента корреляции  $r^2=0$  и прямого корреляционного отношения  $\eta^2_{y/x}=0,03$ , критерий криволинейности  $F=1,62$ . Все три эти показателя были недостоверными. По-видимому, в смешанной совокупности сортов начинают сильнее проявляться специфичные сортовые особенности, которые создают фон отклонений, значительно мешающий проявлению общей закономерности. Поэтому зависимость между числом побегов и высотой растений была рассмотрена в отдельности по каждому из трех сортов, данные по которым получены в том же 1968 г.

Таблица 8. Высота растений в см ( $x$ ), число соцветий ( $y$ ) и побегов ( $u$ ) на них (1967 г.)

$x$	$y$	$u$	Число растений	$x$	$y$	$u$	Число растений
88	—	1	256	88	291	5	10
94	200	2	38	79	294	6	1
90	255	3	13	70	300	7	1
98	279	4	5			Сумма—	324

Для выяснения, какой признак в этой парной связи является ведущим, или аргументом, был применен метод сравнения показателей прямой и обратной связи. Точки данной эмпирической линии регрессии можно вычислить двумя способами:  $u/x$  или  $x/u$  [Зайцев, 1973], в первом случае за аргумент принимается  $x$ , во втором  $u$ , в соответствующей зависимости от большей величины показателя связи. Вначале были вычислены точки эмпирических линий регрессии  $u/x$  между ними (число побегов) и рядами  $x$  (высота растений), коэффициенты корреляции и их ошибки у трех сортов оказались следующими:

1. 'Biedermeier':  $r=0,37 \pm 0,11$  ( $N=69$ );
2. 'Granatstern':  $r=0,44 \pm 0,14$  ( $N=45$ );
3. 'Moerheim Beauty':  $r=0,18 \pm 0,14$  ( $N=48$ ).

где  $N$  — объем выборки, т. е. число растений.

Достоверны коэффициенты корреляции лишь у первого и второго сортов, у третьего сорта величина коэффициента корреляции незначима, в целом же зависимость числа побегов (представленного точками эмпирической линии регрессии  $u/x$ ) от высоты растений ( $x$ ) не очень сильная.

Графики зависимости  $u/x$  от  $x$ , построенные для всех трех сортов (в работе не приводятся), также показали, то в этом случае, когда  $x$  принят за аргумент, связь выражена неясно, четкой тенденции в ходе кривых не выявляется. При вычислении точек обратной эмпирической линии регрессии, т. е.  $x/u$ , когда за аргумент принято число побегов, были использованы данные лишь по первому сорту, так как у него связь между  $u/x$  и  $x$  оказалась более выраженной, чем у других двух сортов. Эти данные приведены в табл. 9, где  $x/u$  — значения эмпирической линии регрессии, показанной также на рис. 15,  $l$ ;  $x$  — значения, полученные по уравнению параболы второй степени:  $x=113,45 + 5,2338 u - 0,1625 u^2$  ( $\pm 8,6$ ). Анализ уравнения параболы показал, что максимальной высоты (155 см) растения этого сорта достигают, когда они образуют 16 побегов, при дальнейшем усилении ветвления высота растений снижается. Несколько лучшее приближение, особенно в начале графика, дает уравнение логарифмической кривой:  $x'=112,82 + 35,093 \lg u$ , или  $x' = 112,87 + 15,219 \ln u$ , которая и показана здесь (линия 2, рис. 15), значения высоты растений, полученные по последнему уравнению, приведены в табл. 9 (см.  $x'$ ).

Коэффициент корреляции между высотой растений  $x/u$  и числом побегов на них для сорта 'Biedermeier', по данным табл. 9, достоверен и равен  $r=0,75$ , показатель корреляции рангов Спирмена для этих же данных тоже достоверен:  $\rho=0,80$ . Так как во втором варианте расчета эмпирической линии регрессии (т. е.  $x/u$ ) взаимосвязь графически выявляется значительно лучше, а величина показателей связи повысилась, то аргументом здесь можно считать число побегов, от которого более зависит



Таблица 9. Зависимость высоты растений ( $x/u$ ) от числа побегов из них ( $u$ ) у сорта 'Biedermeier'

$u$	$x/u$	$x$	$x'$	$u$	$x/u$	$x$	$x'$	$u$	$x/u$	$x$	$x'$	$u$	$x/u$	$x$	$x'$
1	112	119	113	11	150	151	149	6	142	139	140	16	152	156	155
2	104	123	123	12	152	153	151	7	144	142	142	17	152	155	156
3	140	128	130	13	147	154	152	8	143	145	144	18	156	155	157
4	148	132	134	14	152	155	153	9	151	147	146	19	148	154	158
5	136	136	137	15	150	155	154	10	155	149	148	20	168	153	158

Таблица 10. Число побегов ( $u$ ) и соцветий ( $y$ ) на растении 1968 г. (без деления и пересадки)

Число соцветий	Число побегов																				$f$	$u/y$				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20			21	24	26	
84	2	6	3	5	3	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	23	4,1
218	3	6	4	6	6	6	2	7	2	3	3	4	1	—	3	—	—	—	—	—	1	—	—	—	57	6,9
352	—	—	1	3	2	14	1	10	5	—	2	7	4	2	1	—	2	3	—	1	—	1	—	—	59	9,7
486	—	—	1	—	2	2	7	9	8	5	2	9	5	3	—	3	—	2	—	—	—	—	—	—	59	10,1
620	—	—	—	—	1	—	2	5	6	7	7	5	6	4	3	2	2	—	2	1	1	—	—	2	56	12,4
754	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	1	1	4	1	1	1	1	—	1	—	—	—	—	13	14,4
888	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	26,0
1022	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	8,0
$f$	5	12	9	14	14	23	13	32	22	17	14	26	17	13	9	6	5	6	2	4	1	1	3	269	—	
$y/u$	164	151	218	177	275	317	424	412	467	525	476	444	501	589	411	575	539	463	620	486	620	352	709			

высота растений, а не наоборот. Очевидно, что в формировании габитуса наземной части особой гелениума более важную роль играет тип ветвления, чем высота побегов.

**Число соцветий ( $y$ ) и диаметр соцветий ( $x$ ).** Корреляция между этими двумя признаками по средним для 15 сортов данным за 1967 г. оказалась недостоверной ( $\rho_{xy}=0,07$ ). Эта взаимосвязь более подробно рассматривается ниже в комплексе с другими признаками.

**Число соцветий ( $y$ ) и число побегов ( $u$ ).** По данным измерений в 1968 г., в котором растения не делили, для решения вопроса об аргументе связи составлена корреляционная решетка и вычислены значения эмпирической линии регрессии прямой и обратной связи ( $y/u$ ,  $u/y$ ) (табл. 10).

По схеме полного корреляционного анализа [Плохинский, 1970], по данным табл. 10 были вычислены:  $r^2=0,30$ ;  $F=71,6$ ;  $\eta^2=0,42$ ;  $F_{\eta^2}=7,04$ ; критерий криволнейности  $F=2,09$ . При числе степеней свободы  $\nu_1=23-2=21$ ,  $\nu_2=269-23=246$ , на 95%-ном уровне достоверности связь между признаками считается криволинейной. При  $\nu_1=1$ ,  $\nu_2=269-2=267$  и  $\nu_1=23-1=22$ ;  $\nu_2=269-23=246$  квадраты коэффициента корреляции и корреляционного отношения достоверны на всех трех стандартных уровнях значимости. Считая за аргумент

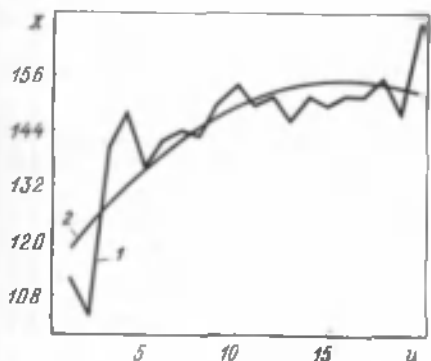


Рис. 15. Зависимость высоты растений ( $x$ ) от числа побегов ( $u$ ) у сорта гелениума Biedermeier

1 — эмпирическая линия регрессии, 2 — аппроксимация ее по уравнению:  $x' = 112,87 + 15,219 \ln u$

строку  $u$  и за функцию строку  $y/u$  из табл. 10, по способу наименьших квадратов мы вычислили коэффициенты уравнения параболы второй степени:  $y = 74,94 + 51,33 u - 1,38 u^2$ .

Анализ этого уравнения показывает, что наибольшее число соцветий ( $y=552$ ) на неделившемся растении гелениума достигается при числе побегов на нем  $u=19$ , что можно считать прагматически оптимальным соотношением; максимальное число побегов может достигать  $u=28$ . Аппроксимирующая линия регрессии числа соцветий в зависимости от числа побегов вычислена по приведенному уравнению параболы и представлена на рис. 16, а. Таким образом, число соцветий на растении в сильной степени зависит от числа побегов на нем. Обратная зависимость — числа побегов от числа соцветий — выражается менее ясно графически, ввиду отсутствия экстремума, для установления оптимального соотношения непригодна и подтверждает то, что в данной взаимосвязи за аргумент следует принимать число

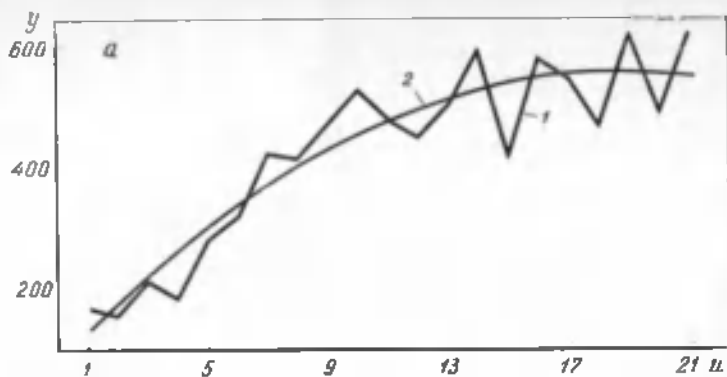
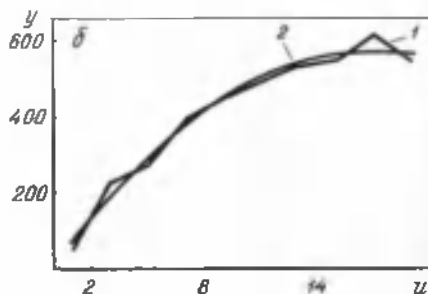


Рис. 16. Зависимость числа соцветий ( $y$ ) на растении у некоторых сортов гелениума (а) от числа побегов ( $x$ ) и (б) у сорта Biedermeier (1968 г.)

1 — эмпирическая линия регрессии,  
2 — аппроксимация ее параболой



побегов, как это было установлено графически и аналитически (графики и расчеты в работе не приводятся).

Зависимость числа соцветий от числа побегов у разных сортов различается по силе корреляции:

1. 'Biedermeier' :  $r = 0,67 \pm 0,09$ ;
2. 'Granatstern' :  $r = 0,60 \pm 0,12$ ;
3. 'Moerheim Beauty' :  $r = 0,05 \pm 0,14$ .

Тип параболической зависимости, что видно из рис. 16, б, при этом сохраняется.

Эмпирическая линия регрессии для первого сорта на рис. 16, б аппроксимирована уравнением  $y = 6,16 + 67,15 x - 1,9829 x^2$ .

Сходный тип зависимости установлен и у других двух сортов (графики и уравнения для них здесь не приводятся). Оптимальными значениями числа соцветий и числа побегов на одной особи у этих трех сортов являются (в той же последовательности): 1) 575 соцветий и 17 побегов (рис. 16, б); 2) 770 соцветий и 24 побега; 3) 400 соцветий и 13 побегов.

Очевидно, у каждого сорта в соответствии с его особенностями и условиями произрастания имеются свои оптимальные соотношения признаков.

Все установленные выше факты относятся к неделившимся растениям. Однако достаточно четко графически выступает та

же зависимость и на совокупности растений всех изучаемых сортов по данным 1967 г., когда растения делили (табл. 8 и рис. 17), хотя число побегов на делившихся растениях в целом бывает небольшим и габитус растения недостаточно выражен. После появления 5 побегов число соцветий у делившихся растений возрастает медленнее (рис. 17).

**Диаметр соцветий ( $z$ ) и число побегов ( $y$ ).** По данным из табл. 44, где приведены в том числе средние диаметр цветков

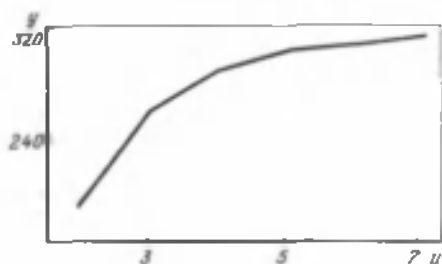


Рис. 17. Эмпирическая зависимость числа соцветий ( $y$ ) от числа побегов ( $x$ ) на однолетних растениях гелениума

и число побегов на одном растении гелениума каждого сорта за 1968 г., вычислен коэффициент корреляции между этими признаками. При  $N=15$  сортов,  $r=-0,83$ , вычисленный коэффициент корреляции достоверен, верхняя и нижняя границы его доверительного интервала соответственно равны  $-0,95$  и  $-0,51$ .

Коэффициент корреляции между этими же признаками по данным 1967 г.:  $r=-0,089$ , его ошибка  $m_r=0,28$ , т. е. связь отсутствует. Объясняется это различие тем, что в 1968 г. растения не делили, поэтому они были с хорошо разветвленной наземной частью. В 1967 г. после деления кустов на большинстве растений было по 1—2 побега, и вследствие малого варьирования числа побегов связь не могла быть выявлена.

Таким образом, установленная отрицательная величина коэффициента корреляции свидетельствует о том, что сильное накопление вегетативной массы растения гелениума ведет к измельчению находящихся на нем соцветий и, следовательно, к некоторому снижению его декоративности. Поэтому деление растений гелениума с пересадкой поддерживает их декоративность в цветущем состоянии и является эффективным агротехническим мероприятием, биологическим обоснованием которого может служить установленный здесь факт обратной взаимосвязи между числом побегов на растении и диаметром находящихся на нем соцветий.

**Множественные корреляции.** Факт тесной взаимосвязи как морфологических, так и физиологических признаков у растений, хотя и давно уже не является новым, на практике еще почти не используется. Одной из причин этого, по-видимому, является то, что сила таких взаимосвязей во многих случаях количественно не оценивается, между тем как корреляционные связи между признаками растения далеко не равнозначны и без числового

выражения силы этих связей невозможно объективно выделить главные и второстепенные из них.

В работе по выведению новых сортов путем селекции важно знать, каким образом сопряжены их признаки, чтобы предусмотреть результаты отбора. Если, например, желательно усилить какой-то признак А, то, возможно, при этом придется мириться с неизбежным ослаблением признака Б или, напротив, с параллельным усилением некоторого признака В. Поэтому любой основательной селекционной работе должно предшествовать изучение комплекса корреляционных связей между важнейшими признаками у данного вида по совокупности сортов или географических рас, т. е. по максимально разнообразной совокупности. Структура парных взаимосвязей основных признаков геленнума уже рассмотрена на трех группах растений (см. с. 57). Здесь эта структура выявляется на комплексе трех наиболее важных в декоративном отношении признаков: высоте растений, числе соцветий и диаметре соцветий. В одном из вариантов изучения к ним далее присоединен четвертый признак — число побегов у особи.

Исследование структуры взаимосвязей этих трех признаков ведется методом множественного корреляционного анализа и затем для контроля и получения более детальных ответов повторяется при помощи двухфакторного дисперсионного анализа. В соответствии со спецификой применяемых методов данные были представлены в сравнимом виде и несколько иначе сгруппированы, чем ранее. Указанными методами были обработаны данные по следующим группам объекта.

1. Однолетние растения с раздельным учетом соцветий на побегах. У однолетних особей осенью 1967 г. число соцветий подсчитывалось отдельно на вертикальных побегах, отходящих от шейки корня. Для изучения взаимосвязей трех признаков в комплексе у растений после деления по каждому сорту геленнума были вычислены средние арифметические по высоте растений, числу соцветий на одном побеге и диаметру соцветий (данные не приводятся). Вычислением показателя корреляции рангов по Спирмену установлено, что существует достоверная положительная корреляция между высотой растений и числом соцветий на них:  $\rho_{xy} = 0,56$ . Однако корреляция между высотой растений и диаметром соцветий на них:  $\rho_{xz} = 0,21$ , а также между числом соцветий и их диаметром:  $\rho_{yz} = 0,07$  осталась недоказанной. Существенно не изменило полученной структуры связей и вычисление частных показателей корреляции рангов, которые равны:  $\rho_{xy.z} = 0,56$ ;  $\rho_{xz.y} = 0,21$ ;  $\rho_{yz.x} = -0,06$ ; общий коэффициент связи трех признаков  $R_{y.zx} = 0,56$ .

Как было установлено выше, все парные взаимосвязи обладают той или иной степенью криволинейности. Хотя показатель корреляции рангов по сравнению с обычным коэффициентом корреляции способен отражать в несколько большей степени криволинейность связи, однако по своей конструкции он может

Таблица 11. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа (1 фактор—высота растений, 2 фактор—число соцветий; объект их влияния—диаметр соцветий)

Варируемые данные	Сумма квадратов отклонений $\bar{y}$	Степень свободы $\nu$	Дисперсия $\sigma^2$	Критерий Фишера	
				F-факт- тная величи- на	F'— таблич- ное зна- чение при $P_1=0,95$
Общее	$\bar{y}_y=157,333$	$150-1=149$	1,056	—	—
Факториальное	$\bar{y}_z=37,166$	$2 \cdot 3-1=5$	7,433	8,912	2,29
Факториальное по фактору 1	$\bar{y}_1=22,973$	$3-1=2$	11,486	13,772	3,07
по фактору 2	$\bar{y}_2=0,185$	$2-1=1$	0,185	4,508	254,3
За счет взаимодей- ствия факторов 1 и 2	$\bar{y}_{1-2}=14,008$	$2 \cdot 1=2$	7,004	8,398	3,07
Остаточное	$\bar{y}_{ост}=120,167$	$150-2 \cdot 3=144$	0,834	—	—

надежно отразить лишь прямолинейную связь, что в рассматри-  
ваемом случае и могло повлиять на величину показателей связи.

Обработка более полных данных за тот же год произведена  
поэтому далее двухфакторным дисперсионным анализом, кото-  
рый выполнен в двух вариантах.

В первом варианте в качестве объекта берется диа-  
метр соцветий, на который действуют: фактор 1 — высота расте-  
ний в см и фактор 2 — число соцветий; в анализе участвовало  
150 растений (15 сортов). В табл. 11 приводятся результаты дис-  
персионного анализа по первому варианту. Сравнение получен-  
ных дисперсий с остаточной ( $\sigma_{ост}^2 = 0,834$ ) показывает, что на  
диаметр соцветий достоверно влияет высота растений (фактор  
1), так как вычисленный критерий Фишера  $F$  больше табличного  
( $13,772 > 3,07$ ) на уровне достоверности  $P_1 = 0,95$ . Влияние  
числа соцветий (фактор 2) на их диаметр не доказано, посколь-  
ку фактический критерий  $F$  меньше табличного ( $4,508 < 254,3$ ).  
Достоверное влияние оказывают оба фактора на диаметр со-  
цветий и в их взаимодействии ( $8,398 > 3,07$ ), по-видимому, глав-  
ным образом за счет фактора 1 — высоты растений. Большая  
часть варьирования диаметра соцветий вызывается не фактора-  
ми 1 и 2, а другими неучтенными причинами, так как доля оста-  
точной дисперсии значительна.

По второму варианту обработки данных дисперсион-  
ным анализом за объект опыта принята высота растений, на  
которую действуют: фактор 1 — число соцветий на побеге и фак-  
тор 2 — диаметр соцветий в мм.

В табл. 12 приведена группировка опытных данных 140 осо-

бей по градациям и часть вычислений, в табл. 13 — оценка значимости факториальных дисперсий.

Таким образом, взаимосвязи в совокупности сортов у однолетних растений в комплексе трех признаков были изучены по данным 1967 г. при помощи двухфакторного дисперсионного анализа, в первом варианте которого в качестве объекта служил диаметр соцветий, а факторами являлись высота растений в см и число соцветий. При этом оказалось, что на диаметр соцветий

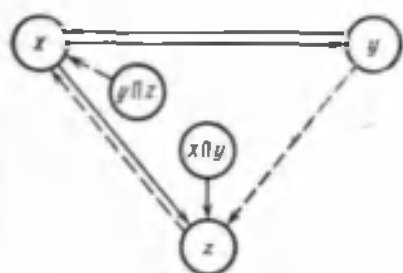


Рис. 18. Достоверные (сплошные линии) и недостоверные (штриховые линии) связи между высотой растений ( $x$ ), числом соцветий на них ( $y$ ) и диаметром соцветий ( $z$ ) у однолетних растений гелениума осеннего

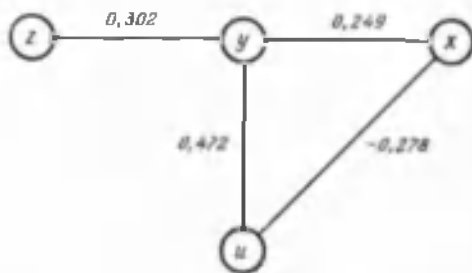


Рис. 19. Структура взаимосвязей между признаками двулетних растений гелениума осеннего

$x$  — высота растений,  $y$  — число соцветий на них,  $z$  — диаметр соцветий,  $w$  — число побегов. У линий — величины частных коэффициентов корреляции между соответствующими признаками

достоверно влияет высота растений, и не доказано влияние числа соцветий на их диаметр. Существенно влияют оба фактора на диаметр соцветий также и во взаимодействии ( $y \cap x$ ). Во втором варианте дисперсионного анализа выяснилось, что на высоту растений достоверно влияет число соцветий, а диаметр соцветий не оказывает заметного действия на высоту растений. На рис. 18 с учетом связей, выявленных ранее (см. с. 57), показана структура перечисленных взаимосвязей трех признаков у делившихся растений. Совместное действие признаков, например числа соцветий и их диаметра, на рисунке обозначается так:  $y \cap z$ . Таким образом, при отборе крупноцветковых особей гелениума, когда их делят, следует иметь в виду, что увеличение диаметра не повлечет за собой изменения высоты растений, но отбор высокорослых особей может быть сопряжен с изменением диаметра соцветий, который при этом будет главным образом уменьшаться. При отборе обильно цветущих особей, по-видимому, будет параллельно наблюдаться уменьшение высоты растений.

II. Однолетние растения с учетом числа соцветий на особи. По этому варианту изучения структуры взаимосвязей число со-

Таблица 12. Комбинационная таблица двухфакторного дисперсионного анализа данных по влиянию на высоту растений числа соцветий (фактор 1) и диаметра соцветий (фактор 2)

Высота растений, см		a	Градации по		
Градация выс- сота	y		72—154		159—245
			Градации по		
		4,0—4,9	5,0—6,0	4,0—4,9	
111—128	120	+2	—	—	2
93—110	102	+1	5	14	8
75—92	84	0	9	14	4
57—74	66	-1	4	7	2
39—56	48	-2	—	10	—
	$f_x$		18	45	14
	$\Sigma xy$		+1	-13	+8
	$(\Sigma xy)^2$		1	169	64
	$(\Sigma xy a)^2$				
	$f_x$		0,055	3,756	4,571

цветий учитывалось целиком на каждой отдельной особи. По данным для делившихся растений из табл. 41, которые представляют собой средние по 22 сортам за три года — 1967, 1969 и 1970, были вычислены парные коэффициенты корреляции между тремя признаками:  $r_{xy} = 0,443$ ,  $r_{xz} = 0,216$ ,  $r_{yz} = 0,0608$ , из которых достоверными на 5%-ном уровне значимости оказался лишь первый из них. Вычисление частных коэффициентов корреляции:  $r_{xy \cdot z} = 0,441$ ;  $r_{xz \cdot y} = 0,212$ ;  $r_{yz \cdot x} = -0,0402$ ;  $R_{yz \cdot x} = 0,445$  показало, что они не вносят почти ничего нового в структуру связей, которая похожа на установленную ранее (см. с. 71), поэтому не представляется необходимым изучать ее здесь более глубоко. Индекс, отделяемый точкой от остальных, при коэффициентах обозначает, как и всюду в работе, фактор, действие которого на два других исключается.

3. Двухлетние особи. У неделившихся двухлетних растений гелениума по измерениям 1968 г. (табл. 41) рассмотрены множественные корреляции в комплексе четырех признаков: высоты растений ( $x$ ), общего числа соцветий на особи ( $y$ ), диаметра соцветий ( $z$ ) и числа побегов на растении ( $u$ ). Парные коэффициенты корреляции между этими признаками равны:  $xy$  0,122;  $xz$  -0,0172;  $xu$  -0,186;  $yz$  0,385;  $yu$  0,489;  $zu$  0,271. Частные коэффициенты корреляции первого и второго порядка вычислялись по рекуррентной формуле [Юл, Кендалл, 1960, с. 334], они равны:  $xy \cdot z$  0,139;  $xy \cdot u$  0,248;  $xz \cdot u$  0,035;  $xz \cdot y$  -0,0699;  $xu \cdot y$  -0,283;  $xu \cdot z$  -0,188;  $yz \cdot x$  0,390;  $yz \cdot u$  0,301;  $yu \cdot x$  0,524;  $yu \cdot z$  0,433;  $zu \cdot x$  0,272;  $zu \cdot y$  0,102;  $xy \cdot zu$  0,249;  $xz \cdot yu$  -0,0429;  $xu \cdot yz$  -0,278;  $yz \cdot xu$  0,302;  $yu \cdot xz$  0,472;  $zu \cdot xy$  0,0862.



числу соцветий			$f_{y}$	Наклонные ветвисты	
159—245	246—333			$q_1=70$	$q_2=15$
диаметру соцветий					
5,0—6,0	4,0—4,9	5,0—6,0			
10	—	3	15	15	15
8	3	4	40	55	—
17	5	10	59	—	—
—	—	3	16	26	—
—	—	—	10	10	10
35	8	20	140	$q_3=36$	$q_4=10$
+28	+3	+7	+34	$\Sigma_1 = -q_1 - q_3 = 70 - 36 = 34$ ;	
784	9	49	—	$\Sigma_2 = -q_1 + q_3 + 2(q_2 + q_4) =$ $= 70 + 36 + 2(35 + 10) =$ $= 156$	
22,4	1,125	2,45	34,357		

В соответствии с последними шестью величинами частных коэффициентов, которые и являются конечными результатами, на рис. 19 представлены связи между четырьмя признаками у двулетних растений гелениума. Основной структуры служит наиболее сильная положительная связь (0,472) между числом соцветий ( $y$ ) и числом побегов на растении ( $u$ ). Число соцветий, таким образом, больше зависит от числа побегов, чем от высоты растений ( $r_{xy} = 0,249$ ). Высота растений находится в отрица-

Таблица 13. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа (1-фактор—число соцветий, 2 фактор—диаметр соцветий на тех же особях гелениума; объект влияния—высота растений)

Варьирование данных	Сумма квадратов отклонений $\Sigma$	Степень свободы $v$	Дисперсия $\sigma^2 = \frac{\Sigma}{v}$	Критерий Фишера	
				F-фак- тыче- ская ре- ляция	F'-таб- личное значе- ние при $P_1=0,95$
Общее	$\theta_y = 148,933$	$135 - 1 = 134$	1,111	—	—
Факториальное	$\theta_x = 29,312$	$3 \cdot 2 - 1 = 5$	5,862	6,32	2,29
Факториальные по фактору 1	$\theta_1 = 27,502$	$3 - 1 = 2$	13,751	14,83	3,07
по фактору 2	$\theta_2 = 0,268$	$2 - 1 = 1$	0,268	3,46	254,3
За счет воздейст- вия факторов 1 и 2	$\theta_{1,2} = 1,542$	$2 \cdot 1 = 2$	0,771	1,20	19,50
Остаточное	$\theta_{ост} = 119,621$	$135 - 3 \cdot 2 = 129$	0,927	—	—

тельной связи с числом побегов ( $r_{\text{высота}} = -0,278$ ), т. е. чем больше высота растений, тем меньше число вертикальных побегов, из которых они состоят. Влияние высоты растений на диаметр соцветий опосредовано его положительной связью с числом соцветий ( $r_{\text{высота}} = 0,302$ ), т. е. увеличение диаметра соцветий в основном происходит с одновременным увеличением числа соцветий. Представленная на рис. 19 структура передает лишь основные тенденции связей, ибо они в той или иной степени криволинейны, как было установлено выше. Поэтому для уточнения формы зависимости следует обратиться к данным на с. 59, где рассмотрены парные взаимосвязи. Вероятно, из-за своей криволинейности, например, не была отражена реально существующая связь соответствующей величиной частного коэффициента корреляции между диаметром соцветий и числом побегов; возможно также, что эта связь проявляется лишь при совместном действии высоты растений и числа побегов на них, т. е. целиком всей наземной вегетативной части растения. В основном же рис. 19 отражает реально существующие связи между четырьмя признаками и может оказать помощь при выборе направления и плана селекции новых сортов гелениума осеннего.

### ВЫВОДЫ

Процессы роста, репродукции и продолжительность жизни у растений находятся в тесной постоянной взаимосвязи, следовательно, имеют некоторую общую основу, без которой это взаимодействие было бы невозможно. Общая основа, благодаря которой могут изменяться соотношения названных признаков, инвариантна по отношению к любому из них, она также определяет целостность организма и его жизненный потенциал. Существование единой общей основы или определенной величины жизненного потенциала обуславливает, в частности, то, что одновременное качественное или количественное увеличение или усиление всех трех основных признаков растения невозможно без адекватного уменьшения или ослабления хотя бы одного из них.

Это положение накладывает ограничения на возможности селекционной работы, которые отнюдь не безграничны, а определены величиной недельного жизненного потенциала растения. Жизненный потенциал, или заданный объем жизненных сил, отдельной особи может быть реализован в онтогенезе в виде следующих восьми типов:

Тип отклонений от оптimuma	Рост	Развитие	Продолжительность жизни	Тип отклонений от оптimuma	Рост	Развитие	Продолжительность жизни
I	0	0	0	V	—	—	+
II	+	—	—	VI	—	+	—
III	+	+	—	VII	+	—	+
IV	—	+	+	VIII	—	—	—

Примечание. Знак плюс (+) в таблице обозначает гипертрофию, а знак минус (—) обозначает гипотрофию признака.

Первый тип представляет собой такое гармоничное соотношение трех указанных признаков у особи, когда отклонения значений этих признаков от их средних для данного вида растений — минимальные, что и можно назвать состоянием естественного оптимума. Этот тип отклонений наиболее распространен у особей в той зоне естественного ареала, где основные признаки, если их брать отдельно, находятся в интервале нормы для данного вида, а распределения их величины соответствуют кривой Гаусса.

При втором типе соотношения, или ординации, признаков у растения преобладает настолько сильный рост, что особь не цветет или почти не цветет и продолжительность ее жизни уменьшена по сравнению с нормой. Это явление наблюдается, например, у многих южных растений, перенесенных далеко на север, а также при выращивании некоторых растений в сильном затенении, при достатке тепла, влаги и питательных веществ.

Третий тип характерен для особей, произрастающих при избытке насыщения факторов, благоприятствующих росту и развитию: очень богатая почва, хорошее освещение, достаточное увлажнение и т. п., благодаря чему особь хорошо растет и обильно цветет и плодоносит, что, однако, непременно вызывает сокращение продолжительности ее жизни, например, при интродукции на юг в северном полушарии.

Четвертый тип в природе встречается в верхних поясах растительности в горах или у северных и южных границ распространения вида. Многие из этих особей имеют карликовый рост, но обильно плодоносят и сравнительно долго живут.

Пятый тип присущ растениям, обитающим в крайних экологических условиях, при сильном недостатке насыщения основных экологических факторов. Это долговечные, но слабо растущие и плодоносящие растения, обитающие на арктических и высокогорных границах растительности или выращиваемые путем особых приемов агрокультуры, например бонсай.

При шестом типе соотношения признаков у особи сильно развиты репродуктивные процессы в ущерб росту вегетативной части и продолжительности жизни, например, у плодовых культур, привитых на карликовых подвоях.

Седьмой тип встречается изредка у многих видов. Это особи, находящиеся в нормальных экологических условиях, но по каким-либо причинам не цветущие или почти не цветущие; они обладают нормальным или гипернормальным ростом. Экземпляры древесных видов с подобным типом соотношения признаков обычно почти не повреждаются болезнями и вредителями.

К восьмому типу ординации относятся особи, у которых из-за болезни или сильного недостатка освещения, влаги и питательных веществ не может реализоваться их жизненный потенциал, рост и развитие значительно угнетены, а продолжительность жизни очень мала, что является состоянием пессимума. В приведенных кратких описаниях типов соотношений признаков

важную роль играет понятие нормы, за количественные границы которой мной принята величина среднего квадратического отклонения, что подробно рассматривается далее, в главе III.

Существование оптимума возможно лишь как минимум между двумя признаками-факторами, находящимися между собой в корреляционной связи по типу двускатной кривой. Состояние оптимума невозможно при отсутствии хотя бы одного из этих трех условий. При этом как минимум один из признаков должен относиться к организму. При трех взаимодействующих факторах-признаках место оптимума определяет точка пересечения двух кривых, условие оптимума для них — пересечение кривых двух признаков-факторов, зависящих от третьего. Если эти кривые таковы, что пересечение невозможно, то не существует и оптимума сочетания этих двух факторов-признаков.

Биометрическое изучение отдельных выборок значений признаков дает их типичные или средние значения, а исследование регрессий и корреляционных связей двух и больше признаков помогает установить оптимальные соотношения между ними.

Знание оптимальных соотношений признаков позволяет более целенаправленно вести культуру растений. Располагая численными критериями в виде определенных размеров органов или частей растений, в соответствии с их изменениями можно оперативно регулировать или изменять в нужном направлении комплекс агротехнических мероприятий.

Для разработки метода оценки эффективности агротехники в отношении двух взаимосвязанных признаков растения можно рекомендовать следующие этапы.

1. Собирается полевой материал в виде достаточно точных и репрезентативных данных синхронных измерений или подсчетов величин рассматриваемых признаков.

2. Строится график прямой и обратной эмпирических линий регрессии.

3. Вычисляется коэффициент корреляции или корреляционные отношения (прямое и обратное).

4. Вычисляется уравнение и вычерчивается на том же графике (пункт 2) теоретическая линия регрессии, возможно лучше аппроксимирующая ту из двух эмпирических линий регрессии, которая ближе к двускатной форме кривой.

5. По графику или находя первую производную аппроксимирующего уравнения, получаем максимум кривой, по которому определяем оптимальные значения того или другого признака в их сочетании.

6. Вычисляем средние арифметические обоих признаков.

7. Сравнивая оптимальные значения (пункт 5) со средними, делаем заключение недостаточности или, напротив, избыточности роста или развития того или иного признака, что регулируется далее соответствующими изменениями агротехники. Если средняя близка к оптимальному значению признака, это указы-

вает на правильное ведение агротехники по отношению к данному признаку (пример см. с. 58).

Этот метод оценки эффективности агротехники можно, видимо, применять ко многим сельскохозяйственным или цветочно-декоративным культурам, у которых тот или иной признак, например урожай, находится в криволинейной двузначной зависимости от другого признака данного сорта или вида. В хозяйствах с достаточным объемом производства можно составлять репрезентативные пробные выборки по отдельным сортам, получая путем измерения органов растений нужные данные, после обработки которых можно получить критерии для целенаправленного ведения агротехники. Эти критерии по мере накопления данных за ряд лет и при изменении условий в дальнейшем можно постоянно уточнять.

## Глава 2

# ФИТОГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ОПТИМУМ И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ В ИНТРОДУКЦИИ РАСТЕНИЙ

### ВВЕДЕНИЕ

Из предлагаемой нами теории оптимума (от латинского слова *optimum* — наилучшее) при выводе растений из их естественного ареала при нарастающем ухудшении условий обитания, по мере удаления особи от зоны оптимума вида, адаптационные изменения физиологических функций и морфологических признаков, оставаясь обратимыми, количественно нарастают вплоть до линии пессимума, которая географически ограничивает допустимую для жизнедеятельности видовую амплитуду обитания. За пределами критической линии пессимума адаптационные изменения становятся патологическими и необратимыми, и в зависимости от удаления от нее особь погибает с большей или меньшей скоростью. В первую очередь при интродукционных перемещениях наступают адаптационные изменения физиологических функций. При дальнейшем, более сильном ухудшении условий среды начинаются изменения вегетативной сферы особи (уменьшение роста, увеличение ветвления и густоты куста, переход древесной или кустарниковой формы в близкую к травянистым растениям). Адаптационные изменения как обратимые, так и необратимые большей частью серьезно не затрагивают органов репродуктивной сферы, что и понятно в отношении сохранения видовой индивидуальности. Некоторые несущественные изменения величины цветка, силы и периодичности цвете-

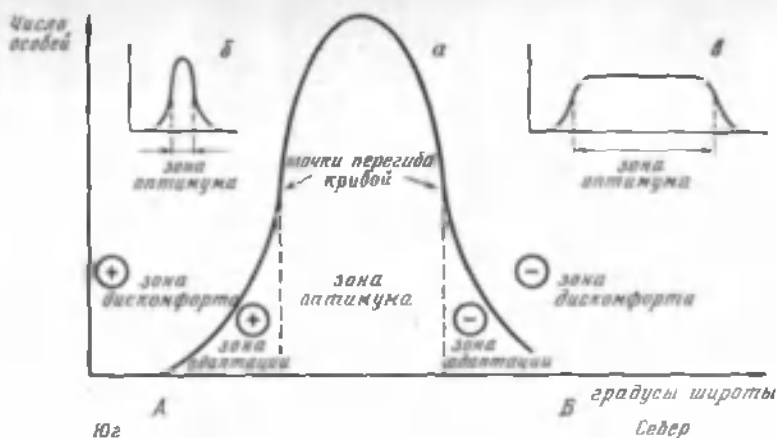


Рис. 20. Изменение числа особей в пределах естественного ареала в меридиональном направлении у обычных (а), stenotherмных (б) и эвритермных видов (в)

Точки А и В лежат на границах ареала

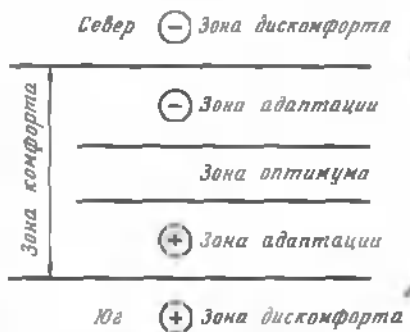


Рис. 21. Строение зонального или ленточного ареала вида в меридиональном направлении

А, В — границы ареала

ния и плодоношения главным образом происходят из-за коррелятивных связей органов (см. главу 1) и являются не прямым, а косвенным, вторичным результатом перемещения растений. Амплитуда изменчивости органа или функции, по-видимому, тем меньше, чем важнее этот орган или функция для сохранения генотипа вида, что отчасти определяет степень их мутабельности и отклонений от видовой нормы. На рис. 20, а, который представляет собой сечение по линии, соединяющей точки А, В на рис. 21, для наглядности в геометрической интерпретации схематично показаны критические точки жизнедеятельности вида и ход изменения его численности или видовых признаков (в основном физиологических функций) по мере удаления от центра зоны оптимума, где плотность особей данного вида достигает максимума, по направлению к линии пессимума (ее точки: А, В), где плотность особей становится минимальной. Форма гипотетической кривой оптимума на рис. 20, а основывается на двух известных фактах. Согласно исследованиям П. В. Терентьева [1936, 1947, 1951], кривая оптимума должна быть двускат-

ной. Что касается деталей формы каждой из ветвей кривой, то они, конечно, могут быть самыми различными, в зависимости от конкретного явления. При нарастании силы действия на биологический объект какого-либо неблагоприятного фактора изучаемый признак чаще всего изменяется по кривой, близкой к логистической, многие примеры этого можно видеть на графиках, приведенных в литературе [Janisch, 1927; Precht, 1955]. В частности, так изменяется зимостойкость при отрицательной интродукции фанерофитов в зависимости от широты их первичных ареалов [Зайцев, 1964]. В. П. Горячкин [1924] рекомендовал такую же форму кривой, которую он называл интегральной, в качестве универсальной для отражения хода изменения всех заканчивающихся явлений. Поэтому каждая ветвь кривой на рис. 20, а имеет точку перегиба, после которой начинается действие адаптационных процессов. Расстояние от центра зоны оптимума до абсциссы точки перегиба может характеризовать, в частности, степень сопротивляемости вида вредным для него условиям среды. Изменения, происходящие в организмах при их переносе в неблагоприятные условия, являются по своей сути в основном патологическими процессами, а не приспособительными. Эти изменения аналогичны, например, повышению температуры тела у животных при простудных заболеваниях. Не случайно еще в прошлом веке так называемые акклиматизационные изменения рассматривали в руководствах по болезням растений [Frank, 1895], так как справедливо считали их патологическими нарушениями отдельных физиологических процессов вследствие перехода за определенные температурные границы. Эти нарушения выражаются в болезненном состоянии растений, длящемся до тех пор, пока растения не будут возвращены в пределы границ оптимума. Известный отечественный физиолог Н. А. Максимов [Maximov, 1929] сделал вывод, что стойкость растений ко всем вообще неблагоприятным факторам (засуха, мороз, соленость почвы, яды, нападения насекомых и др.) имеет общую основу, которую надо искать в свойствах протоплазмы. Существование психрофилов-организмов, живущих при низкой температуре, С. П. Лях [1976] объясняет появлением мутантов, которые смогли реализовать в своих клетках принцип наследственной интенсификации жизненных функций.

Таким образом, любые вредные воздействия на организм, в том числе и термические, компенсируются путем мобилизации одних и тех же его жизненных сил или жизненного потенциала, который расходуется при этом, по-видимому, без существенного восполнения, несмотря на внешнее, подчас достаточно полное восстановление нормы физиологических или морфологических признаков.

Процессы биологической автооптимизации, направленные на восстановление равновесия жизненных функций организма, выведенного из состояния оптимума, присущи любому живому организму и являются его неотъемлемым свойством. Растение

при переносе в более неблагоприятные для своего роста местности или условия не приспособляется, а, защищаясь с разной степенью успеха, борется за свое существование. При несоответствии условий среды комплексу наследственных свойств данного организма он в зависимости от степени этого несоответствия и от своей видовой и онтогенетической жизнеспособности, в том числе потенциала адаптации, живет в ухудшенных условиях различный период времени, но в итоге гибнет или вырождается в ближайших поколениях. Не только скольконибудь значительные географические перемещения, но и менее существенные попытки вывести интродуценты из состояния оптимума (или зоны комфорта), по-видимому, не проходят для них бесследно. Связь всех частей организма между собой и с условиями среды приводит его к необходимости компенсировать недостающий экологический фактор соответствующим изменением некоторых своих функций, например повышением интенсивности дыхания, сокращением силы роста и другими процессами автооптиматизации. Борьбу за сохранение существования по мере ухудшения условий организм ведет различными средствами адаптации до некоторой критической точки, или линии пессимума, за которой он уже не живет, а начинает гибнуть, исчерпав видовую и онтогенетическую амплитуду возможной изменчивости своих функций.

Таким образом, результаты любых географических перемещений организмов могут быть наиболее полно истолкованы лишь тогда, когда они оцениваются в непосредственной связи с их видовым оптимумом, географическое положение и количественные параметры которого должны изучаться при интродукции в первую очередь. Условия жизнедеятельности в первичном ареале вида изменяются большей частью в меридиональном направлении (см. рис. 21), особенно это касается генерального направления изменения таких важных факторов среды, как фотопериод и среднегодовая температура воздуха. Однако условия среды могут изменяться и в широтном направлении. Например, степень континентальности климата в нашей стране в общем возрастает примерно с запада на восток, что, несомненно, отражается на протяженности распространения и свойствах многих произрастающих здесь видов. В частности, степень континентальности определяет содержание белка в пшенице [Иванов, 1926]. Поэтому ареал каждого такого вида можно разделить по отношению к степени континентальности на такие же зоны оптимума, положительной и отрицательной адаптации, как и на рис. 21, но с запада на восток, что окажет помощь, например, в поисках рентабельности территориального размещения сельскохозяйственного производства. В ареале можно выделить и другие направления изменения условий жизнедеятельности в зависимости от географических изменений сочетаний различных факторов. К тому же в зависимости от макрорельефа и локальной специфики климатов изменения экологи-



ческих факторов обычно довольно сложны по их направлению, поэтому фактически естественные ареалы видов не носят четко выраженного широтного расположения зон оптимума и адаптации. Чаще эти зоны расположены концентрически (рис. 22) вследствие диаметральных изменений именно сочетаний многих экологических факторов, поэтому причины, обусловившие границы распространения вида, или состояние жизнедеятельности особой различны в любой части ареала. Из рис. 23 видно,

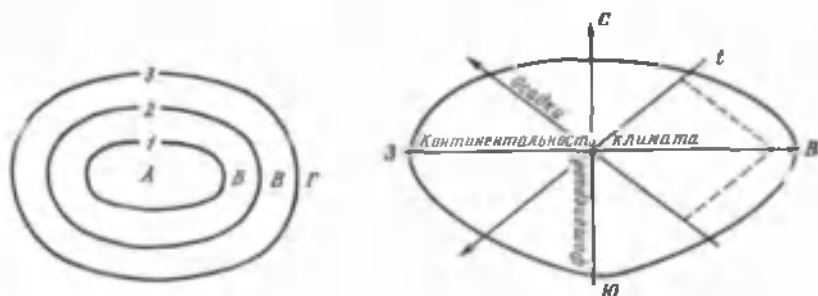


Рис. 22. Строение концентрического ареала вида

А — зона оптимума; 1 — граница оптимума (точки перегиба кривой на рис. 20, а); Б — зона адаптации; 2 — граница естественного ареала (состоит из зон А + Б); В — зона интродукции; 3 — линия пессимума; т. е. граница, разделяющая зоны комфорта (А + Б + В) и дискомфорта (Г)

Рис. 23. Континентальность климата как равнодействующая факторов среднегодовой температуры воздуха ( $t$ , °С) и количества осадков

чем определяется в условном ареале, например, направление фактора континентальности климата, которое главным образом есть равнодействующая направлений и силы действия факторов температуры и осадков. Таким же образом могут быть сложены векторы любых факторов, равнодействующая которых и определит собой границу ареала в данной ее части.

Как видно из рис. 22, понятие естественного ареала не соответствует понятию зоны комфорта; последняя может быть больше или меньше площади, находящейся в пределах современных границ естественного ареала, в зависимости от тенденций направления их передвижения, исторических и других факторов, влияющих на распространение растений. Если зона комфорта данного вида больше, чем его современный ареал, то возможна интродукция его особой в открытый грунт в пределах зоны интродукции (см. рис. 22, В). Если зона комфорта равна или меньше площади современного ареала, то интродукция за его пределы большей частью целесообразна лишь в закрытый грунт. При этом возможно сочетание того и другого варианта интродукции на разных участках ареала вида: например, на север особи вида могут быть интродуцированы лишь в закрытый грунт, а на юг и запад от естественного ареала возможна

интродукция и в открытый грунт. Следовательно, расположение, величина и наличие зоны интродукции в зависимости от конкретных условий могут быть самыми различными по отношению к границам естественного ареала. Соотношение зон оптимума и адаптации по их площади в ареалах может быть также весьма различным в зависимости от способности к адаптации отдельных видов. По отношению к температуре воздуха как наиболее важному фактору распространения виды могут быть stenotherмными, или эвритермными [Precht, 1955], в зависимости от этого вершина кривой на рис. 20, а будет более заостренной (рис. 20, б) или плоской (рис. 20, в). Граница ареала также не совпадает с линией пессимума (рис. 22), если ареал вида не совпадает с зоной его комфорта. Пространственное положение зоны оптимума также не является статичным вследствие постоянных филогенетических, климатических, геологических и других изменений.

При введении количественных методов в фитогеографические исследования необходимо уточнение некоторых понятий. Так, термин «интродукция» не отражает направления географического перемещения растения, которое имеет, однако, первостепенное значение как для результатов самой интродукции, так и при построении графиков их взаимосвязей с изменением факторов среды. Поэтому было бы целесообразно называть перемещение организма от экватора к полюсу отрицательной (по отношению к среднегодовой температуре воздуха) интродукцией, а от полюса к экватору положительной интродукцией, благодаря чему термины могут применяться как в северном, так и в южном полушариях. Рассматривая интродукцию по отношению к какому-либо отдельному фактору, также можно независимо от направления перемещения особи назвать ее отрицательной, если фактор количественно убывает в этом направлении, и положительной интродукцией, если фактор количественно возрастает. Если же действие фактора на организм не изменяется при интродукции последнего, то такую интродукцию можно назвать нейтральной по отношению к данному фактору. Например, положительная интродукция по отношению к фотопериоду и отрицательная к среднегодовой температуре воздуха происходит при перемещении растения от экватора к полюсу. Перемещением организма вдоль параллели достигается нейтральная интродукция по фотопериоду. Таким образом, интродукцией называется процесс географического перемещения организма, при котором происходит вывод его из оптимальной площади или зоны комфорта и, следовательно, ухудшение условий жизнедеятельности. Поскольку физиологические особенности, как и прочие его видовые признаки, хотя и могут адаптироваться, но не могут измениться сверх определенной, присущей данному виду амплитуды, всякие попытки переделать физиологические свойства организма, т. е. акклиматизировать его, практически бесполезны. Интродукция представляет собой

тем не менее большой интерес в качестве экспериментального метода биогеографии. Биогеография, вооруженная в качестве метода интродукцией и фенологией, может получить значительное теоретическое развитие, используя недостающий ей большой фактический материал, накопленный в ботанических садах в виде результатов интродукции и фенологических наблюдений. Например, биогеографическое изучение интродукционных материалов может выявить закономерности изменения жизнедеятельности интродуцентов в зависимости от широты, долготы и вертикальной зональности первичных и вторичных ареалов и в зависимости от географической изменчивости отдельных экологических факторов. Представляет большой интерес изучение физиологических процессов, протекающих в организмах при географических перемещениях. Так, например, установлено повышение интенсивности фотосинтеза [Коновалов и др., 1960] и содержания хлорофилла в листьях [Mooney, Billings, 1961] при передвижении на север, что, очевидно, связано с увеличением затрат энергии на поддержание жизни растений в более неблагоприятных условиях среды.

Акклиматизация, или радикальное изменение присущих виду физиологических функций в онтогенезе или в пределах нескольких поколений, очевидно, отсутствует. Это не исключает, однако, возможности существования акклиматизации в филогенезе как части видообразовательного процесса, что и составляет истинное содержание понятия акклиматизации.

Избирательное действие факторов внешней среды на объекты генетической изменчивости в филогенезе и является акклиматизацией. Мутанты по физиологическим свойствам, очевидно, могут возникать так же, как и по морфологическим признакам. Поэтому в филогенезе возможно появление более зимостойких или жаростойких особей, которые, географически обособляясь, могут дать начало новым видам. По-видимому, изменения физиологических свойств организмов тесно связаны с изменениями их морфологических признаков, так как неизвестны виды, в пределах которых особи резко различаются по своей зимостойкости или жаростойкости, хотя отклонения в этом отношении от видовой нормы встречаются у каждого вида. Таким образом, то, что называют обычно акклиматизацией, фактически является совокупностью патологических процессов, вызываемых удалением организма от видовой зоны комфорта или иным изменением оптимальных условий обитания.

### Обзор литературы

В связи с тем что проблема биогеографического оптимума в интродукции растений обсуждается впервые, интересно проследить за историческими предпосылками теории оптимума и по возможности собрать воедино разрозненные факты, относящиеся к ней.

С общей историей интродукции растений можно ознакомиться по обзорам, приведенным в литературе [Гурский, 1957; Соколов, 1957], поэтому далее обсуждаются только те работы, которые содержат закономерности и факты, относящиеся к проблеме оптимума в биологии и особенно в фитогеографии. А. Н. Бекетов [1864, 1870, 1886, 1896] впервые выдвинул понятие о трех кардинальных точках экологических условий, или границах жизнедеятельности — максимуме, оптимуме и минимуме, и указал на то, что акклиматизация растений вне указанных границ возможна только в тысячелетние периоды и человеку не подвластна.

В. Пфэффер [Pfeffer, 1881] установил, что положение трех кардинальных точек может сильно сдвигаться в зависимости от условий среды и состояния растения, а также и то, что каждая функция растения имеет свой оптимум.

А. Шимпер [Schimper, 1898. Цит. по: Karsten, 1899; Schimper, 1935] расширил круг понятий из теории оптимума, основные его выводы следующие. Каждое растение жизнеспособно только между двумя крайними точками температуры — максимальной и минимальной. Между этими экстремумами находится оптимум жизненной функции организма.

При абсолютном оптимуме температуры каждая функция достигает своей высшей интенсивности, а при гармоническом оптимуме она достигает наиболее благоприятной интенсивности. Общность гармонических оптимумов функции составляет экологический оптимум растения, который является равновесием всех функций организма, причем не все функции имеют равный вес.

Экологический оптимум температуры и света изменяется в онтогенезе ввиду различия соответствующих кардинальных точек для разных органов и фаз онтогенеза. Интересна гипотеза Шимпера о том, что экологический температурный оптимум у мезотермов (умеренный пояс) и у тропических растений может быть графически представлен двускатной кривой.

Ф. Блекман [Blackman, 1905], экспериментально изучая зависимость ассимиляции  $\text{CO}_2$  от его количества, температуры и света, графически определил 3 кардинальные точки функции ассимиляции и установил зависимость общей скорости физиологического процесса, обусловленного многими факторами, от скорости самого медленного фактора.

Е. Варминг [Watming, 1909, 1925] ввел понятие оптимальной площади, где вид находит наиболее благоприятные условия обитания.

Г. Майром [Maug, 1909] внесен значительный вклад в теорию оптимума и на основании многолетнего опыта предложен принцип климатических аналогов, который и по сей день является наиболее результативным в практике интродукции. В указанной работе Майра с теорией оптимума связаны следующие положения. Ареал обитания вида в северном полушарии может быть разделен на зоны:

- 1 — холоднее, чем в естественном ареале (существование особой поддерживается искусственно);
- 2 — холоднее, чем в оптимуме (естественное обитание);
- 3 — оптимум;
- 4 — теплее, чем в оптимуме (естественное обитание);
- 5 — теплее, чем в естественном ареале (существование особой поддерживается искусственно).

Критериями оптимума являются: быстрый рост, большая продолжительность жизни, хорошее состояние здоровья, наличие чистых популяций. Географически оптимум занимает среднюю часть первоначальной естественной области распространения с лучшими для существования вида условиями. Вид с оптимумом в своем горизонтальном ареале, находящемся в северном полушарии, может иметь оптимум также и в вертикальном ареале, последний находится южнее горизонтального, на соответствующей высоте в горах. Наоборот, горный вид, с вертикальным оптимумом, может иметь второй оптимум на равнине, но севернее первого своего оптимума. Указывается, каким образом изменяются в зависимости от географического положения насаждений относительно оптимума: скорость прироста, запас, оборот рубки и многие другие признаки, имеющие значение в лесоводстве. Реакция на климат — это не акклиматизация и не приспособление. Возможна лишь генетическая акклиматизация в ходе филогенеза. Температура полюса холода смертельна для растительности, которая обитает южнее примерно  $40^{\circ}$  с. ш. Последнее указание Майра относится к вопросу о зонах комфорта крупных конструктивных рангов жизни, указанная широта почти точно совпадает с усредненной северной границей зоны комфорта фанерофитов, установленной математическим методом встречных кривых с приравнением областей определения функций и методом анализа обратной логической кривой зимостойкости интродуцированных фанерофитов [Зайцев, 1964, 1968].

Г. Брокман-Ерош [Brockmann-Jerosch, 1919] считал, что оптимум комплекса факторов для растительности находится в дождевых лесах тропиков, где не имеется экологического фактора в минимуме, обуславливающего тип жизненной формы в других условиях.

Г. Вернек-Виллинггрейн [Werneck-Willingrain, 1924—1925. Цит. по: Klages, 1942] установил три зоны (области), на которые можно расчленить ареалы сельскохозяйственных злаков: область минимума, умеренная область, область оптимума, которые отделены друг от друга линиями (границами) с теми же названиями.

Э. Солсбери [Salisbury, 1926] считал, что температурные пределы жизни на земле от  $-70$  до  $+87,5^{\circ}$  С. Существует интервал по географической широте между оптимумом роста и оптимумом репродукции у одного и того же вида. Ареал вида предлагается разделять на 3 зоны: оптимум (максимум плотно-

сти вида), зона без репродукции и зона культуры, т. е. искусственного поддержания вида. Автор приводит пример несостоятельности акклиматизации, когда 7 древесных видов, интродуцированных в Великобританию еще в 1548 г., за три с лишним века не стали более зимостойкими и даже, наоборот, понизили свою устойчивость.

К. Раункиер [Raunkiaer, 1907, 1937] ввел научную терминологию по жизненным формам и их географии у растений, а также, применяя количественные методы, получил интересные, заслуживающие дальнейшего изучения данные о биоспектрах и географическом распространении различных типов жизненных форм.

Правило оптимума впервые сформулировано П. В. Терентьевым [1936, 1951, 1963], им дана его математическая модель и указано общебиологическое значение правила оптимума. Он писал о том, что «перемена знака реакции при переходе через оптимальную зону (правило оптимума) является универсальной биологической закономерностью, охватывающей и физиологические, и таксономические, и биогеографические явления» [Терентьев, 1951]. Оптимальным климатом Терентьев считает тот, при котором корреляция изменчивости организма с погодой равна нулю.

Г. Г. Селяниновым [1930] предложены пригодные для практического использования критерии температурного оптимума по 34 видам сельскохозяйственных растений. О. Уилкоккс [Wilcox, 1930] попытался практически применить закон лимитирующих факторов Митчерлиха, логистический закон урожая и констант оптимума для прогноза урожая некоторых сельскохозяйственных культур.

Р. Гуд [Good, 1931] считал, что каждый вид может существовать и репродуцировать только в определенном климате и эдафических рамках, а выносливость какого-либо таксона в неблагоприятных условиях равна сумме аналогичных свойств составляющих его таксонов. Сравнительно успешные результаты акклиматизации объясняются лишь тем, что были использованы возможности потенциального ареала вида и сняты условия соревнования. Г. Уэдлоу [Wardlaw, 1932] предлагал оценивать совершенство адаптационного механизма по его способности сделать организм неизменным в изменившихся условиях среды.

При изучении реакции растений на изменение фотопериода Б. С. Мошков [1940] обнаружил, что в пределах оптимальных фотопериодов четырехчасовые интервалы не имеют значения, но на грани критических значений даже пятнадцатиминутные интервалы решают исход реакции, т. е. в данном случае начало бутонизации и цветения у хризантемы.

К. Клагес [Klages, 1942] установил минимум, максимум и оптимум температуры для выращивания 17 важнейших сельскохозяйственных культур. Показателем оптимума он считал скорость жизненных проявлений. При увеличении экспозиции

(продолжительности действия) фактора оптимум активности сдвигается в сторону количественного уменьшения значения фактора. Видимо, отсюда можно сделать заключение, что продолжительность его действия некоторым образом заменяет интенсивность. Экологический оптимум для зерновых культур находится там, где урожай достигает высшей средней величины при наименьшем риске выращивания. Приведенное определение является типичным примером прагматического оптимума.

Изучая термический оптимум у насекомых, И. В. Кожанчиков [1946] предложил коэффициент, характеризующий степень адаптации видов и заслуживающий его апробации на растениях.

Э. Бюннинг [Bünning, 1948] видел механизм приспособления в первую очередь во взаимодействии внутренней и внешней ритмики процессов и факторов растения и окружающей среды. У многих растений существует эндогенная годовая ритмика, которая регулируется внешними факторами, прежде всего чередованием влажного и сухого, теплого и холодного времен года. Цветковые растения, особенно многолетние, по специфике своей эндогенной ритмики настолько приспособлены к смене жизненных условий, что уже на этом основании их перенос в другие места невыгоден. При переносе из умеренной зоны на север период физиологической активности растения не укладывается в температурные границы, а при переносе с севера на юг не используется полностью вегетационный период. Основная идея Э. Бюннинга заключается, таким образом, в том, что растения имеют определенную ритмику жизнедеятельности, определенную продолжительность вегетационного периода, покоя и активности и что главным признаком соответствия растения условиям данной внешней среды является гармония между эндогенной и экзогенной ритмикой процессов и факторов, что можно считать довольно ясным изложением фактически существующих экологических ситуаций.

Г. Прехт, И. Христоферсен и Г. Гензель [Precht et al., 1955] в своей фундаментальной сводке «Температура и жизнь» приводят большой фактический материал по влиянию температуры на жизненные процессы; в частности о том, что многие экспериментальные кривые свидетельствуют об изменении жизнедеятельности и адаптации по логистической кривой в зависимости от перемены температуры. Многие белки очень холодостойки, не теряют своих свойств после многократного замораживания и оттаивания; ферменты после этого иногда повышают, а иногда понижают свою активность. Существуют быстрые и очень медленные температурные реакции организма, а также реактивные живые системы, изменяющиеся и не изменяющиеся по своей продолжительности в течение онтогенеза. Авторы выделили 5 типов адаптации: после быстрого повышения температуры жизнедеятельность функции, например потребление  $O_2$ , 1) падает ниже исходного уровня, 2) возвращается к исходному уровню,

3) становится немного выше исходного значения, 4) остается выше исходного значения на том уровне, который был сразу после быстрого повышения температуры, 5) значение функции становится после выдержки еще выше, чем было после быстрого повышения температуры. Холодостойкость у растений разная в зависимости от времени года, зимой они могут выдержать  $-20^{\circ}$ ,  $-50^{\circ}$ , а летом могут погибнуть при  $-5^{\circ}$ . Вопросы температурного оптимума в сводке рассматриваются комплексно в сочетании с другими факторами, например с влажностью воздуха.

Г. Люндегордом [Lundegardh, 1957] выдвинута гипотеза о том, что относительное действие экологического фактора в области оптимума самое небольшое и увеличивается в областях максимума и минимума.

Э. Джеффри [Jeffree, 1960] за оптимум вида принимает обилие особей, географически оптимум должен находиться в полосе между изотермами июля и января в данной местности.

И. Шмитхюзен [Schmithüsen, 1961] признаком границы ареала вида считает плохое плодоношение. Оптимальные условия для растительности обеспечиваются в тропиках ассимиляцией при постоянной влажности и равномерно высокой температуре и освещенности, пессимальные — при отсутствии этих факторов. Между оптимумом и пессимумом существуют ступени перехода, определяющие границы отдельных групп.

В. Г. Нестеров [1959, 1964; Нестеров, Бредихин, 1969; Нестеров, Иванников, 1969] разработал диатолитический принцип изучения жизненных явлений (биоэкозов) в их единстве и противоречии с условиями среды обитания и предложил показатель совершенства организма (коэффициент декорреляции), который тем больше, чем меньше связь организма со средой, и тем выше, следовательно, его способность к саморегуляции жизненных функций в направлении оптимума. Результаты этих исследований в виде математических моделей предложены им для практического применения в лесном хозяйстве.

Для объяснения различных проявлений жизнедеятельности растений Г. Ф. Хильми [1966] успешно применил математические методы. Выдвинутый им закон необходимого разнообразия связывает воедино разнообразие адаптации, условий среды и реакций живой системы. Биосфера определена как среда, в которой в грандиозном масштабе осуществляется взаимодействие между энергией и информацией. Устойчивое существование растений обусловлено в основном двумя факторами: 1) достаточно высоким запасом свободной энергии, большая потеря которой необратима, и 2) способностью растения превращать эту энергию и регулировать ее расход и накопление.

В. Н. Максимов и В. Д. Федоров [1969] разработали принципы оптимизации процесса культивирования микроорганизмов, выделяя в нем лимитирующую, стационарную и ингибирующую области, в зависимости от концентрации компонентов питательного раствора. Оперативной задачей процесса оптимизации при



этом является вывод концентрации всех факторов среды из лимитирующей или ингибирующей областей — в начало стационарной области.

Р. К. Викери [Vickery, 1974] в условиях искусственного климата варьировал фотопериод, ноктопериод, дневную и ночную температуры при выращивании травянистого растения губастика (*Mitulus*); оказалось, что оптимума (максимума роста в высоту, сопровождающегося обильным цветением) губастик достигает в широких климатических границах, которые часто отличаются от таковых в естественных условиях, причем некоторые особи имеют вторичный пик роста, который значительно превышает высоту растений этого вида.

Ю. З. Кулагин [1975], взял за основу схему Н. А. Максимова [1958], предложил шкалу оценки жизнедеятельности растений, в которой пять кардинальных точек — ультраминимум, минимум, оптимум, максимум, ультрамаксимум — разделяют экологические зоны: летального минимума, сублетального, гипопессимальную, субоптимальную, супраоптимальную, гиперпессимальную, сублетальную, летального максимума, которым последовательно соответствуют следующие реакции растения: некроз, инактивация, депрессия, активация, депрессия, инактивация, некроз.

М. Ламотт [Lamotte, 1967, 1969, цит. по: Дрѐ, 1976] для графического представления закона биологической стойкости предложил двускатную кривую с оптимумом в зоне ее вершины, однако точки перегиба кривой этим автором не приняты во внимание.

### КРИТЕРИИ БИОГЕОГРАФИЧЕСКОГО ОПТИМУМА

Положение оптимума организма обуславливается сочетанием многих изменчивых внешних и внутренних факторов, находящихся в состоянии динамического взаимодействия и компенсационных взаимосвязей. Оптимум изменяется с возрастом организмов, в зависимости от фазы онтогенеза и от погодных и сезонных изменений. Кроме того, для разных частей растения оптимум будет всегда различным в одно и то же время. Наконец, само определение понятия оптимума может сильно изменяться в зависимости от точки зрения на результат выращивания данного растения. То, что выгодно при этом человеку, далеко не всегда идет на пользу данной популяции. У каждого вида, несомненно, существует зона, где его популяции находятся в наиболее благоприятных условиях, однако что считать такими условиями, еще не определено. Как указывают многие факты из главы I, чрезмерный вегетативный рост, например, ослабляет плодоношение, и, напротив, чрезмерное плодоношение сокращает продолжительность жизни особей и задерживает рост. Таким образом, возникает довольно сложная проблема оптимизации соотношения двух названных функций путем на-

хождения соответствующей области ареала. При дальнейшем увеличении числа факторов сложность нахождения их оптимального соотношения резко возрастает.

У. Аллен [Allen, 1934] также писал о многих трудностях определения оптимума, ввиду того что оптимум сильно колеблется во времени и пространстве, даже в пределах одной генерации, и ввиду отсутствия показателя, связывающего обилие особей с географическим местом оптимума, а также неясности понятия «благополучие вида». Основной трудностью при изучении оптимума следует считать выбор его критерия, который определяет по многом суть оптимума и методы его отыскания. В Аллен [Allen, 1905] принимал за критерий оптимума вида максимальный размер особи и наибольшую плотность особей на единицу площади, что чаще всего бывает в центре ареала. С. Кэйн [Cain, 1944] считал, что центру происхождения вида кроме указанных присущи следующие признаки: наибольшая продуктивность и устойчивость урожая, направление изменчивости и сезонных явлений признаков по радиусу от центра, увеличение доминантных генов к центру происхождения и некоторые другие. Поскольку центр происхождения вида тесно связан с его оптимумом, а иногда и отождествляется с ним [Кашкаров, 1938], то перечисленные критерии могут быть полезными при отыскании оптимума.

Из числа многих других возможными критериями оптимума особей одного вида, обитающих в естественной обстановке, могут служить определенные значения следующих признаков: 1) плотность расселения в ареале, 2) численность особей, 3) площадь или объем ареала, 4) темп размножения, 5) интенсивность отпада особей в потомстве, 6) высота или вес особей, 7) количество отделяемой репродуктивной массы, 8) соотношение количества репродуктивной и вегетативной массы особи, 9) продолжительность жизни, 10) отсутствие болезней и вредителей, 11) химические, физические и прочие пробы на жизнеспособность клеток тканей и особей целиком, 12) интенсивность метаболизма, 13) морозоустойчивость и зимостойкость, 14) чистота популяций.

Нетрудно заметить, что все перечисленные признаки находятся в прямой или опосредованной зависимости друг от друга. Если имеется уверенность, что все основные из них учтены, то наличие взаимосвязей между признаками оптимума дает указание и на метод выделения одного или нескольких ведущих признаков, определяющих все остальные. В качестве такого объективного метода выделения ведущих признаков-индикаторов может служить уже неоднократно применявшийся для подобных целей в биологии метод корреляционных плеяд П. В. Терентьева [1959], посредством которого может быть найден естественный оптимум, определяемый индуктивно из данной совокупности факторов без преднамеренного усиления исследователем значимости какого-либо конкретного фактора.

Предъявляя к положению оптимума какие-либо односторонние требования, обусловленные, например, хозяйственными соображениями, можно выделять понятие прагматического оптимума.

Каждый из видов оптимума, рассмотренных в этой работе, имеет кроме естественного оптимума также и прагматический, причем последний далеко не всегда совпадает с первым.

Особенно важно установление прагматического оптимума при селекции и возделывании культурных растений, где на первое место человеком ставится задача в одних случаях получения максимума веса вегетативной массы, в других — максимума урожая репродуктивных органов с единицы площади. Такая искусственно вызванная гипертрофия органов или функций растения не может быть полезной для самосохранения его как биологического вида. Поэтому наличие естественного оптимума в режиме жизненных процессов, благоприятное для филогении данного вида, будет далеко не всегда лучшим для народнохозяйственных целей.

Сложный вопрос о результирующем показателе взаимодействия факторов и влиянии их на объект культуры, который неизбежно возникает при любой практической попытке создать прагматический оптимум сочетания регулируемых условий биосинтеза, был изучен различными методами. В наиболее простой форме он решается при помощи уравнения Митчерлиха

$$j = \frac{a \cdot b \dots x}{10^{n-1}},$$

где  $j$  — продуктивность биосинтеза в процентах от максимальной,  $a, b, \dots, x$  — насыщение каждого из факторов в процентах от оптимального,  $n$  — число регулируемых факторов. На основе этого принципа Митчерлиха разработан алгоритм оптимизации процесса выращивания микроводорослей [Баранов, 1966].

В некоторой степени все рассмотренные здесь понятия естественного оптимума содержат элемент прагматического подхода к ним, ибо остается неизвестным критерий такого сочетания комплекса внешних условий с наследственностью, когда это сочетание является наилучшим для биологического вида. Эти и множество других вопросов, возникающих при теоретическом обосновании явления оптимума, особенно в связи с постоянной изменчивостью экологических факторов и наследственности организмов, а также сменой их онтогенетических фаз, делают очень трудным выбор критерия оптимума.

Ареал вида — явление, не только зависящее от множества факторов, но и всегда динамическое, поэтому любой критерий биографического оптимума заведомо содержит некоторую ошибку, вытекающую из уже одного того предположения, что именно современный ареал вида является его зоной комфорта. Дело в том, что вид в любой данный момент времени из-за различных

причин может занимать ареал меньше или больше своих возможностей.

По сложности вопрос о критерии оптимума можно сравнить с проблемой признаков вида в биологии.

Однако, несмотря на то, что явление оптимума еще не имеет бесспорного определения, существование его не вызывает сомнения.

Ввиду собственной качественной и количественной изменчивости факторов, составляющих оптимум, и изменения их числа, а также динамичности всего явления в целом, по-видимому, наиболее верным при изучении оптимума будет вероятностный подход к нему как к совокупности стохастических процессов. Следствием вероятностного методологического подхода к оптимуму является применение в первую очередь методов математической статистики и других приложений теории вероятностей и случайных процессов.

Вероятностный подход к изучению явлений предопределяет доверительный интервал достоверности вывода и постоянное наличие исключений из делаемого вывода и определенной ошибки суждения.

Поэтому до некоторой степени разрешается вопрос об устойчивости оптимума во времени и пространстве, которую можно моделировать как колебание всех его компонентов около их средних уровней и последних, в свою очередь, — около некоторого интегрального среднего уровня. Вследствие динамичности компонентов оптимума частные средний и интегральный уровни колебаний (средние арифметические количественных факторов) постоянно смещаются, но в определенных границах, которые и характеризуют степень устойчивости оптимума.

Содержание понятия оптимума в биологии, очевидно, несколько изменяется также в зависимости от объема той совокупности особей, оптимум которой рассматривается. Оптимум отдельной особи прием за исходную элементарную единицу, из которых складываются оптимумы вышестоящих таксонов и групп. Заметим, однако, что при детализации явления оптимума можно было бы рассматривать отдельно оптимум генеративных и вегетативных органов, наземных частей растения и корней и так далее, продолжив в другую сторону шкалу уровней биологической организации.

Оптимумы отдельных особей, образующих популяцию, колеблются около некоторого среднего уровня, который является оптимумом этой конкретной популяции. Средний уровень оптимума всех особей, составляющих данный вид, очевидно, есть видовой оптимум, который, вероятно, должен включаться в понятие вида как неотъемлемый видовой признак. Виды, относящиеся к определенной жизненной форме, в свою очередь, обуславливают средний оптимум данной жизненной формы. Оптимум последующего высшего уровня организации или таксона, по-видимому, можно определить приблизительно как среднюю

величину из оптимумов отдельных единиц предыдущего уровня организации, если эти оптимумы могут быть выражены количественно.

Р. Розен [1969] делает вывод, что влияние давления отбора может быть описано математически как оптимизация биологической структуры; филетические ряды состоят из форм, живущих в условиях конкуренции; следовательно, они подчинены принципу оптимальности.

### Границы зоны комфорта фанерофитов

Как мы предполагали в начале данной главы, падение жизнеспособности вида при движении от зоны оптимума к линии пессимума происходит по логистической кривой. Когда складывается аналитическое или графическое представление о типе некоторой закономерности, то это значительно облегчает и обогащает результаты анализ явления, но одновременно повышает требования к обоснованию формы аппроксимации закономерности. Поэтому необходимо рассмотреть аргументы, подтверждающие правильность сделанного выбора в отношении логистической кривой.

Граница между зонами оптимума и адаптации у фанерофитов в северном полушарии (логистический закон изменения жизненных функций интродуцентов). На рис. 22 показаны зоны оптимума и адаптации в соответствии с ареалом вида. Если определить внешнюю границу зоны адаптации нетрудно (она часто совпадает с границей ареала вида или близка к ней), то определение границы между зонами оптимума и адаптации на практике представляет значительные трудности, так как до сих пор был неизвестен метод ее идентификации. Путем анализа закономерности изменения зимостойкости интродуцентов далее обосновывается метод отыскания точек перехода между зонами оптимума и адаптации. При наличии соответствующих трансектальных данных таких точек, определяющих собой искомую границу, можно найти любое число. Исходя из того что географическая широта первичных ареалов интродуцентов — один из основных факторов, определяющих их зимостойкость, интересно изучить эту зависимость. Географическая широта коррелятивно связана со среднегодовой температурой воздуха, поэтому степень удаления интродуцента от зоны его комфорта будет соответствовать степени его обмерзания в некотором северном географическом пункте вторичного ареала, так как степень обмерзания интродуцентов, в свою очередь, тесно связана со среднегодовой температурой воздуха данного места. Поэтому в общем случае можно изучать зимостойкость интродуцентов как в зависимости от географической широты, так и от среднегодовой температуры, имея в виду, что оба последних фактора в этом смысле коррелятивно взаимозаменяемы. Для установления типа зависимости между зимостойкостью видов деревьев и кустар-

ников, интродуцированных в Ленинград (59°57' с. ш. и 30°19' в. д.), и географической широтой центральных частей их первичных ареалов были использованы данные Э. Л. Вольфа [1917] о баллах зимостойкости в Ленинграде 80 интродуцированных видов, имеющих преимущественно равнинные ареалы (табл. 14, столбцы 1 и 3). Некоторые из этих оценок зимостойкости были уточнены собственными наблюдениями в дендрариумах Ботанического института АН СССР и Лесотехнической академии в Ленинграде. В табл. 14 приводятся также оценки зимостойкости большинства тех же видов по А. Редеру [Rehder, 1949] в Арнольд-Арборетуме, в США. Рассмотрим зависимость зимостойкости от широты исходного ареала сначала по оценкам Вольфа. Корреляционное отношение в этом случае равно:  $r = -0,348 + 0,105$  и достоверно на 0,01%-ном уровне значимости. Следовательно, между широтой первичных ареалов видов деревьев и кустарников, интродуцированных в Ленинград, и их зимостойкостью по Вольфу имеется достоверная связь. Построение эмпирической линии регрессии показало, что она близка к логистической кривой, выражаемой для нашего случая уравнением

$$z = \frac{A_0}{1 + 10^{a+b\varphi}} + c.$$

Вычисление коэффициентов этого уравнения по методу наименьших квадратов привело к выражению

$$z = 1 + \frac{4}{1 + 10^{-4,74 + 0,12\varphi}}.$$

На рис. 24 построены по вычисленным значениям эмпирическая кривая (2) и рассчитанная по последнему уравнению теоретическая линия регрессии (1), которая носит название обратной логистической функции.

Если учитывать при расчетах высоту места первичного ареала над уровнем моря ( $A$ ), то это уравнение примет следующий вид:

$$z = 1 + \frac{4}{1 + 10^{-4,74 + 0,12(\varphi + kA)}};$$

обозначения в приведенных трех уравнениях:  $z$  — функция, здесь зимостойкость вида, интродуцированного в Ленинград, в баллах Вольфа;  $c$  — расстояние до нижней асимптоты кривой от оси абсцисс (равное здесь 1);  $A_0$  — расстояние от нижней асимптоты до верхней асимптоты ( $A_0 + c = 5$ );  $a$  — коэффициент уравнения равен  $-4,74$ ;  $b$  — коэффициент уравнения (равен  $+0,12$ );  $\varphi$  — аргумент, здесь — широта центральной части ареала интродуцированного вида в градусах северной широты;  $k$  — коэффициент для перехода от высоты над уровнем моря в метрах — к градусам широты. В зависимости от широты степень

Таблица 14. Зимостойкость и широта центральных частей ареалов видов деревьев и кустарников, интродуцированных из северного полушария

Вид	Зимостойкость по Редеру в США и Арнольд-Арборетуме	Зимостойкость по Вольфу в Ленинграде	Широта периферического ареала, градусы с. ш.
1	2	3	4
<i>Abies balsamea</i> Mill.	III	I	50
<i>A. holophylla</i> Maxim.	V	II	43
<i>A. fasciolaria</i> Nutt.	—	III	55
<i>Aucuba japonica</i> Thunb.	VII	—	36
<i>Acanthopanax sessiliflorus</i> Seem.	II	I	44
<i>A. setchuensis</i> Harms.	VI	—	34
<i>Acer barbinerve</i> Maxim.	IV	II	42
<i>A. circinatum</i> Pursh.	V	III	40
<i>A. diabolicum</i> Koch.	V	IV	35
<i>A. negundo</i> L.	II	II	50
<i>A. nikoense</i> Maxim.	V	V	35
<i>A. pseudoplatanus</i> L.	V	II	45
<i>A. spicatum</i> Lam.	II	I	50
<i>A. trautvetteri</i> Medw.	V	III	43
<i>Actinidia arguta</i> Miq.	IV	III	42
<i>A. polygama</i> Maxim.	IV	III	42
<i>Aesculus hippocastanum</i> L.	III	II	41
<i>Alnus glutinosa</i> 'Imperialis'	III	I	50
<i>Amorfa fruticosa</i> Hayne	IV	IV	40
<i>Aristolochia macrophylla</i> Lam.	IV	II	40
<i>A. manshuriensis</i> Kom.	V	II	42
<i>Berberis sibirica</i> Pall.	—	III	42
<i>Betula pumila</i> L.	II	I	65
<i>Bupleurum fruticosum</i> L.	VII	—	40
<i>Carpinus orientalis</i> Mill.	V	V	42
<i>Cerasus mahaleb</i> Mill.	V	IV	42
<i>Chamaecyparis pisifera</i> Endl.	III	II	35
<i>Chilopsis linearis</i> DC.	VII	—	27
<i>Colutea halapica</i> Herb.	VII	V	35
<i>Cornus mas</i> L.	IV	III	44
<i>C. stolonifera</i> Michx.	II	I	48
<i>Corylus colurna</i> L.	IV	III	45
<i>C. maxima</i> Mill.	IV	IV	41
<i>Cunninghamia konishii</i> Hayata	VII	—	23
<i>Deutzia scabra</i> S. et Z.	V	IV	35
<i>Diervilla sessilifolia</i> Buckl.	IV	II	36
<i>Euonymus americana</i> L.	VI	V	38
<i>E. angustifolia</i> Pursh.	—	V	35
<i>E. bungeana</i> Maxim.	IV	II	40
<i>Fagus americana</i> Sw.	III	V	38

Вид	Зимостойкость по Редеру в США в Арнольд-Арборетуме	Зимостойкость по Вольфу в Ленинграде	Широта первоначного ареала, градусы с. ш.
1	2	3	4
<i>F. silvatica</i> L.	IV	III	42
<i>F. s. 'Atropuncea'</i>	—	IV	48
<i>Fatsia japonica</i> Decne et Planch.	VII	—	36
<i>Forsythia europaea</i> Deg. et Bald.	V	II	41
<i>Fraxinus nigra</i> Marsh.	II	III	48
<i>F. ornus</i> L.	V	IV	40
<i>Grossularia stenocarpum</i> Maxim.	—	III	37
<i>Hydrangea radiata</i> Walt.	IV	III	32
<i>Jasminum farreri</i> Gilmour.	VII	—	18
<i>Juglans mandshurica</i> Maxim.	V	II	41
<i>J. regia</i> L.	V	IV	40
<i>Kerria japonica</i> DC.	IV	V	30
<i>Larix americana</i> Michx.	I	I	56
<i>L. kurlensis</i> Mayr	II	I	45
<i>Ligustrum vulgare</i> L.	IV	III	45
<i>L. compactum</i> Hook. et Th.	VII	—	28
<i>Lonicera etrusca</i> Santi.	VII	V	40
<i>Myrica gale</i> L.	I	I	58
<i>Pinus radiata</i> Don.	VII	—	28
<i>Phellodendron sachalinense</i> Sarg.	III	II	46
<i>Philadelphus pekinensis</i> Rupr.	IV	III	45
<i>P. sericanthus</i> Koebne	V	III	31
<i>Picea glauca</i> Voss.	II	I	55
<i>Pinus banksiana</i> Lamb.	II	I	55
<i>Quercus castaneaefolia</i> C. A. Mey.	VI	V	40
<i>Robinia pseudoacacia</i> L.	III	III	32
<i>Rosa stylosa</i> Desv.	V	III	48
<i>Rubus fuscus</i> W. et N.	—	III	51
<i>Salix polaris</i> Wahlenb.	I	—	62
<i>S. uva-ursi</i> Pursh.	I	—	60
<i>Sambucus plantierensis</i> Sim.	—	V	34
<i>Shepherdia canadensis</i> Nutt.	II	I	50
<i>Sorbus domestica</i> L.	V	IV	41
<i>Spartium junceum</i> L.	VII	—	32
<i>Spiraea alba</i> Du Roi	IV	II	42
<i>Stephanandra incisa</i> Zabel	IV	III	38
<i>S. tanakae</i> Franch.	V	IV	35
<i>Syringa amurensis</i> Rupr.	IV	II	42
<i>S. emodi</i> G. Don.	VI	V	31
<i>S. josikaea</i> Jacq.	V	I	48
<i>S. pekinensis</i> Rupr.	IV	III	40



Вид	Зимостойкость по Редеру в США в Арнольд- Арборетуме	Зимостойкость по Вольфу в Ленинграде	Широта пер- вичного ареала, градусы с. ш.
1	2	3	4
<i>S. persica</i> L.	V	III	35
<i>S. velutina</i> Kom.	III	II	40
<i>Tilia amurensis</i> Rupr.	V	I	48
<i>T. petiolaris</i> DC.	V	IV	45
<i>Ulmus celtidea</i> Litw.	—	I	51
<i>Vaccinium corymbosum</i> L.	III	II	40
<i>Viburnum lentago</i> L.	II	I	45
<i>V. molle</i> Michx.	V	III	40
<i>V. pubescens</i> Pursh.	V	III	40
<i>V. wrightii</i> Miq.	V	V	35
<i>Vitis vulpina</i> L.	V	IV	43
Сумма:	84	80	—

континентальности климата, в котором расположены горы, может принимать различные значения, определяемые в каждом отдельном случае экспериментально;  $A$  — высота в метрах местообитания вида над уровнем моря.

Точки перегиба кривой ( $I$ ) на рис. 24 определяются по следующим формулам:

$$\varphi^0 = \frac{|a|}{|b|} = \frac{4,74}{0,12} \approx 40^\circ \text{ с. ш.},$$

$$k = \frac{A_0}{2} + c = \frac{4}{2} + 1 = 3 \text{ балла по Вольфу.}$$

Таким образом, параллель  $40^\circ$  с. ш. является критической линией, южнее которой располагаются равнинные ареалы видов, незимостойких в Ленинграде (зимостойкость меньше 3). Виды деревьев и кустарников, обитающие севернее  $40^\circ$  с. ш., могут быть интродуцированы в Ленинград с большей вероятностью их перезимовки в открытом грунте. Данная линия оказывает помощь в том случае, когда необходимо принять двухбалльную шкалу: 1) вид зимостойкий и 2) вид незимостойкий, т. е. тогда, когда требуется решить приблизительно вопрос о зимостойкости вида, с чем мы нередко встречаемся на первых этапах интродукции.

Приняв середины интервалов по оси ординат за точные значения баллов зимостойкости, можно видеть (рис. 24), что экзоты, интродуцированные из соответствующих широт северного

полушария в Ленинграде, будут обладать следующей зимостойкостью по Вольфу: 46° и севернее—I, от 41 до 46°—II, от 39 до 41°—III, от 34 до 39°—IV, от 0° до 34°—V.

Интересно выяснить, является ли полученная логистическая зависимость зимостойкости от широты локальной особенностью интродукции в Ленинград или же она распространена более широко. Для сравнения аналогично обработаны оценки зимостойкости 84 видов, интродуцированных в США (табл. 14). Шкала зимостойкости, которой пользовался А. Редер,—семибалльная,

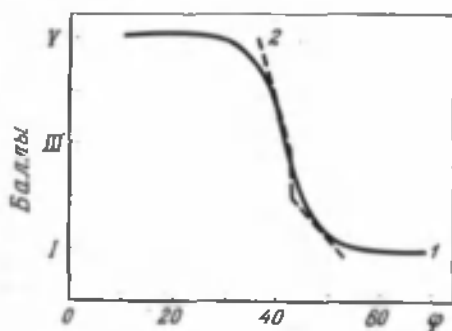


Рис. 24. Теоретическая (1) и эмпирическая (2) линия регрессии зимостойкости 80 видов деревьев и кустарников в зависимости от широты их первичных ареалов при интродукции в Ленинград

По оси ординат зимостойкость в баллах Вольфа, по оси абсцисс — широта первичного ареала в градусах северной широты

большинство видов было испытано в Арнольд-Арборетуме, расположенном примерно на 42°20' с. ш. в Ямайка-Плэйн — южном предместье г. Бостона (штат Массачусетс). Интродукция в этот арборетум, вероятно, ведется с 1872 г., когда он был заложен по инициативе Д. Арнольда [Арцыбашев, 1941].

Корреляционное отношение между зимостойкостью и широтой первичного ареала достаточно велико:  $\eta = 0,73 \pm 0,07$  и вполне достоверно при самой строгой оценке (критерий Стьюдента  $t = 9,65$ ).

Следовательно, между зимостойкостью видов деревьев и кустарников в г. Бостоне (США) и широтой их первичных ареалов также существует тесная зависимость. Нанесение первичных данных на график (рис. 25), вычисление и построение эмпирической линии регрессии (на рисунке она обозначена небольшими кружками) показали, что в этом случае еще более ясно выступает закономерность, выявленная по данным интродукции в Ленинград. Эта закономерность подчиняется также уравнению обратной логистической функции. Параметры последней вычислены по методу наименьших квадратов:

$$y = 1 + \frac{6}{1 + 10^{-0,48 + 0,203x}}$$

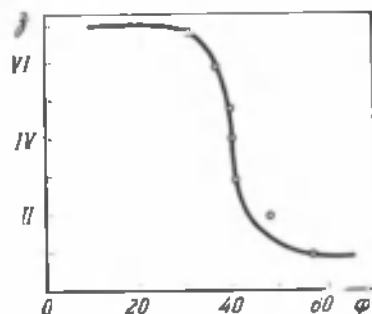
где обозначения те же, что и в предыдущем уравнении. Интересно, что точка перегиба кривой, вычисленной по последнему уравнению, весьма близка к точке перегиба кривой по предыду-

шему уравнению. Разница между ними составляет всего 1,6°:

$$\varphi = \frac{a}{b} = \frac{6,45}{0,203} = 41,6^\circ, \quad i = \frac{A_1}{2} + c = \frac{6}{2} + 1 = 4.$$

Таким образом, и для США критическая линия зимостойкости видов деревьев и кустарников проходит близко к 40° с. ш. Падение зимостойкости в зависимости от изменения широты происходит очень быстро между 30—50° (рис. 24, 25). Зона, находящаяся между этими параллелями, разделяется пополам

Рис. 25. Обратная логистическая кривая, выражающая зависимость между зимостойкостью древесных интродуцентов в Ямайка—Плейя (США) и широтой их первичных ареалов. По оси ординат — зимостойкость по А. Редеру (4), по оси абсцисс — широта центральных частей первичных ареалов интродуцентов в градусах северной широты (φ°). Точки — эмпирические данные



точкой перегиба логистической кривой на широте 40°. Северная половина зоны (40—50°) шириной всего 10° и является теоретическим местом, откуда могут быть интродуцированы в Ленинград с разной степенью успеха новые виды деревьев и кустарников. Существование критической зоны, проходящей около 40° с. ш., подтверждается также и совсем другими методами и данными, а именно непосредственным вычерчиванием на карте ареалов 52 видов жимолости, интродуцированных в Ленинград. Они были разделены на зимостойкие и незимостойкие. Южные границы первых и северные — вторых определили линию, идущую при ее выравнивании близко к 41° с. ш.; для представления о географическом распространении ареала в целом на карте вычерчены также границы распространения семейства жимолостных с уточнениями автора (рис. 26).

Логистическая кривая, примененная здесь для анализа зимостойкости, в биологии вообще используется для графического выражения закономерности роста численности организмов в замкнутом или ограниченном пространстве, при изучении количественных изменений какого-либо признака вида под воздействием неблагоприятных условий. В общем случае эта кривая передает автокатакинетиические отношения, возникающие тогда, когда ограниченный процесс в рассматриваемом явлении, с одной стороны, ускоряется условиями, возникающими при его развитии, а с другой — подавляется в прогрессирующей степени пропорционально возникающему истощению данного процесса [Lotka, 1925].



Например, уменьшение численности насекомых с повышением высоты над уровнем моря в горах происходит также по обратной логистической кривой [Dreux, 1961, цит. по: Дажо, 1975].

Логистическая кривая использовалась также при изучении закономерностей роста населения. Эта кривая близка по форме к логарифмической кривой смертности, употребляемой для графического выражения обратного процесса: убывания численности популяции при воздействии на нее летальных факторов (пробит-метод). Исходя из перечисленных ее свойств, логистическая кривая в обращенной форме и была применена в данной работе.

Выведенные выше логистические уравнения зависимости зимостойкости видов фанерофитов от широты их первичных ареалов отражают основную тенденцию изучаемого явления. Эти уравнения могут быть полезны в дальнейшем в качестве критерия для аналитических выражений с более конкретной сферой действия, при разработке подобных уравнений, но приуроченных к определенным регионам, по которым можно будет получать данные о границах растительности и других биогеографических константах.

Основные факторы внешней среды — среднегодовая температура воздуха и фотопериод — изменяются географически в направлении, близком меридиональному, чем и можно объяснить зависимость зимостойкости интродуцированных растений от широты их естественных ареалов. Однако форма этой последней зависимости совсем непохожа на форму изменения каждого отдельного из названных экологических факторов в зависимости от географической широты. Последний факт можно объяснить тем, что экологические факторы действуют на растение не в отдельности, а всегда в интегрированном виде. Поэтому их интеграция, несмотря на сравнительно простую форму зависимостей по отдельным факторам, дает более сложный тип функциональной зависимости, например такой, как обратная логистическая кривая для зимостойкости интродуцентов.

Ход логистической кривой на рис. 24 свидетельствует о том, что изменение зимостойкости при интродукции в зависимости от широты первичного ареала протекает весьма неоднородно. Следовательно, нельзя пользоваться каким-либо определенным постоянным градиентом изменения зимостойкости в зависимости от географической широты. Так, наиболее велика скорость изменения зимостойкости растений, перенесенных на север с

Рис. 26. Зимостойкость видов жимолости в Ленинграде в зависимости от широты их природного ареала

а — критическая линия, севернее которой обитают зимостойкие в Ленинграде виды, южнее — незимостойкие; б — ареал семейства жимолостных [Vesler, 1940, с дополнениями автора], ареал рода жимолость равен ареалу всего семейства, за исключением частей 1, 2, 3, 4, а также Центральной и Южной Америки

Таблица 15. Ежегодный прирост побегов у листопадных видов жимолости в Ленинграде

Вид	Листопадная жимолость			Вид	Листопадная жимолость		
	Прирост, см	Ширина центра ареала, градусы	Высота ареала над уровнем моря, м		Прирост, см	Ширина центра ареала, градусы	Высота ареала над уровнем моря, м
<i>Lonicera myrtillos</i>	35	35+2	600	<i>L. caucasica</i>	18	41+2	—
<i>L. tomentella</i>	40	28	—	<i>L. nigra</i>	10	45	500
<i>L. thibetica</i>	80	38+2	800	<i>L. tatarica</i>	27	53	—
<i>L. albertii</i>	30	39+2	500	<i>L. gibbiflora</i>	40	45	—
<i>L. obovata</i>	40	30	—	<i>L. longipes</i>	18	39	—
<i>L. caerulea</i> s. l.	15	50	—	<i>L. xylostemum</i>	16	56	—
<i>L. edulis</i>	15	55	—	<i>L. mackii</i>	14	45	—
<i>L. altaica</i>	20	54	—	<i>L. deltolecalyx</i>	35	40	—
<i>L. ferdinandii</i>	80	40	—	<i>L. prostrata</i>	41	38	—
<i>L. fragrantissima</i>	50	34	—	<i>L. quinquelocularis</i>	70	35	—
<i>L. involucrata</i>	34	45	—	<i>L. nummularifolia</i>	100	40	—
<i>L. altmannii</i>	10	40+3	1000	<i>L. henryi</i>	140	38	—
<i>L. olgae</i>	6	37+8	2700	<i>L. fuchsoides</i>	150	30	—
<i>L. alpigena</i>	9	48+2	700	<i>L. periclymenum</i>	60	39	—
<i>L. maximowiczii</i>	55	46	—				

широты 35—45°, и сравнительно мала скорость ее изменения в пределах от экватора до 35° с. ш., а также от 45° с. ш. до полярной границы растительности.

Такой важный показатель физиологического состояния интродуцированного растения, как годичный прирост побегов, также испытывает влияние географического происхождения интродуцента. В табл. 15 приведены данные о годичном приросте побегов 29 видов жимолости, интродуцированных в 1955—1959 гг. в открытый грунт Ленинграда. В обработке этих данных далее использованы лишь листопадные виды со средним приростом за 3—4 года, начиная только с двухлетнего возраста. Большинство изученных видов — кустарники 2—4 м высотой, редко ниже или выше, поэтому фактически была изучена одна жизненная форма — кустарник средней высоты. Коэффициент корреляции между величиной годичного прироста побегов и шириной первоначного ареала:  $r=0,39\pm 0,03$  оказался достоверным ( $t=2,17$ ), как и корреляционное отношение:  $\eta=0,62\pm 0,15$  ( $t=4,15$ ). Значительное превышение величины корреляционного отношения по сравнению с величиной коэффициента корреляции показало, что связь между величинами криволинейная, в чем убеждает также ход эмпирической линии регрессии (рис. 27, 1). Вычисление параметров уравнения обратной логистической функции и точек теоретической кривой свидетельствует о том,

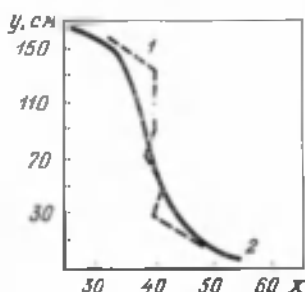
что эмпирические данные могут быть аппроксимированы уравнением

$$y = 10 + \frac{150}{1 + 10^{-8.8232 + 0.1478x}}$$

где  $y$  — годичный прирост побегов интродуцента жимолости в Ленинграде в см,  $x$  — широта центральной части первичного ареала интродуцента в градусах северной широты, 10 — нижняя асимптота, означающая, что 10 см — это средний минимальный

Рис. 27. Годичный прирост побегов у видов жимолости в Ленинграде в зависимости от широты их первичных ареалов

По оси  $y$  — прирост в см, по оси  $x$  — градусы северной широты: показаны эмпирическая (1) и теоретическая (2) линия регрессии



годовой прирост побегов жимолости; 150 — значение верхней асимптоты, показывающее, что 160 см ( $150 + 10 = 160$ ) является в среднем максимумом годового прироста побегов, что в общем соответствует фактам. Интересно, что точка перегиба кривой 2 на рис. 27, как и кривых на рис. 24 и 25, лежит около  $40^\circ$  с. ш. Это еще раз подтверждает, что параллель, близкая к  $40^\circ$  с. ш., является критической и смысл ее в рассматриваемом случае заключается в том, что интродуценты, происходящие южнее  $40^\circ$  с. ш., дают в Ленинграде прирост такой величины, который становится неблагоприятным для зимостойкости их побегов. Поскольку изменение зимостойкости интродуцентов и их прироста в зависимости от географической широты ареалов происходит по одной закономерности, можно предполагать, что в основном зимостойкость интродуцентов зависит от величины годового прироста побегов, которая, в свою очередь, находится в корреляционной зависимости от географической широты центральной части первичного ареала вида.

Таким образом, нами на группах различных объектов и различными методами установлено, что широта  $40\text{--}41^\circ$  является переходной, критической линией в географическом размещении ареалов древесных растений северного полушария. Виды деревьев и кустарников, естественно обитающие южнее  $40\text{--}41^\circ$  с. ш., при интродукции их из зоны комфорта на север от этой линии, очевидно, испытывают количественный недостаток некоторых жизненно важных экологических факторов, что должно вызываться и общими климатическими предпосылками. Так, еще А. Гумбольдт [Humboldt, 1817] отмечал, что зона, в

которой количество тепла увеличивается быстрее, лежит между 40 и 45°, что при глазомерной оценке можно считать удовлетворительным приближением к линии, полученной здесь путем расчета.

В климатическом отношении параллель около 40° с. ш. замечательна тем, что здесь проходит южная граница устойчивого снегового покрова зимой, и годовая разница между поступлением солнечного тепла на земную поверхность и его излучением от земли становится отрицательной, т. е. начиная с 40° по направлению к северному полюсу на земную поверхность поступает меньше тепла, чем его излучается [Albrecht, 1931, цит. по: Напп, 1932]. На этой же широте бывают наибольшие годовые колебания температуры в океане [Напп, 1932] и проходит граница между бореальным и тропическим комплексом зоопланктона в северо-западной части Тихого океана [Богоров, 1960]. По классификации климатов Б. П. Алисова [1953] как географических типов воздушных масс в северном полушарии примерно по 40° широты проходит граница между субтропическим и умеренным поясами. Выше 40° широты начинается зона отрицательного радиационного баланса, связанная, в частности, с расходом тепла на фазовые преобразования воды [Будыко, 1977]. Таким образом, имеется достаточно особенностей в климате северного полушария, которые могут хотя бы до некоторой степени обусловить существование здесь граничной линии между зонами оптимума и адаптации растений.

Среди основных экологических факторов изменения температуры и света более любых других факторов зависят от географической широты места. В связи с этим возможно, что совместное географическое изменение названных факторов во многом определяет положение вышеназванной критической линии. Кроме того, эти два ведущих фактора находятся в тесной коррелятивной связи со многими другими метеофакторами и экологическими условиями в целом, поэтому температура воздуха и фотопериод в известной степени представляют собой и все остальные, связанные с ними факторы внешней среды.

Кривые линии на рис. 28 аналитически выражаются следующими уравнениями.

Линия 1:  $y = 30,75^\circ - 0,198x - 0,00498x^2$ ; линия 2:  $\cos 7,5z = -0,4338 \operatorname{tg} x$ ; где:  $y$  — среднегодовая температура воздуха в северном полушарии в С°;  $z$  — продолжительность максимального дня в часах;  $x$  — северная широта в градусах.

Изменение  $y$  и  $z$  в зависимости от широты, как видно из рис. 28, происходит в противоположных направлениях: чем ниже падает температура ( $y$ ), тем больше возрастает фотопериод ( $z$ ); затем кривые 1 и 2 пересекаются, после чего они расходятся в противоположных направлениях. Понижение среднегодовой температуры воздуха, как и возрастание величины фотопериода, после некоторого порога действуют неблагоприятно на жизнедеятельность растений. Но с каких значений этих фак-



торов они становятся неблагоприятными для фанерофитов, где лежит граница, которая отделяет в данном случае зону оптимума от зоны адаптации?

Для того чтобы ответить на этот вопрос, необходимо определить точку пересечения кривых 1 и 2, после которой значения фотопериода и температуры изменяются в неблагоприятную для растений сторону. Очевидно, для северного полушария точка пересечения этих кривых будет только одна. Однако в зависимости от различной произвольной градуировки осей  $y$  и  $z$  на

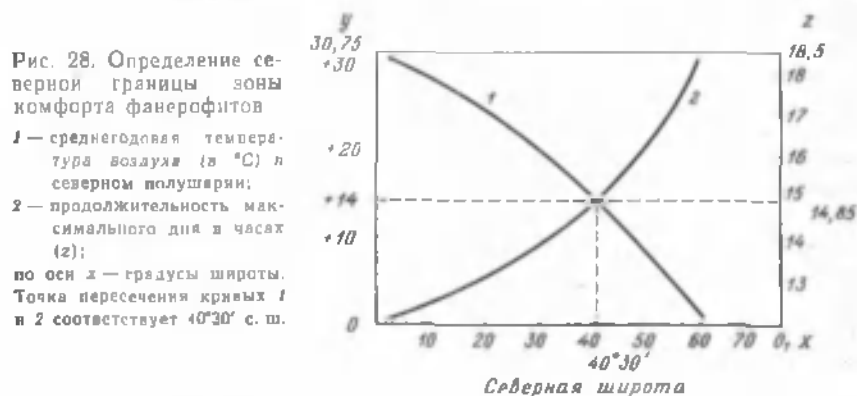


рис. 28 положение точки пересечения кривых может изменяться. Поэтому следует определить такое соотношение градуировки осей  $y$ ,  $z$ , которое сделает тождественными значения  $y$  и  $z$ , что можно достичь путем приравнивания интервалов областей определения каждой из двух функций по отношению к  $x$ , с которыми они обе связаны. Для этого возьмем определенный интервал значений  $x$ , в данном случае от 0 до 60° широты. В этом интервале функция  $y$  изменяется от +30,74 до 0° С, а функция  $z$  от 12 ч до 18,5 ч. Таким образом, аналитически приравнены интервалы из областей определения  $x$ ,  $y$  и  $z$ . Остается лишь приравнять интервалы из областей определения  $y$  и  $z$  графически, т. е. взять одинаковые отрезки на осях  $y$  и  $z$ , построив прямоугольник  $ouzo$ . Отрезки  $ou$  и  $oz$  градуируем в указанных выше границах:  $y_{\min}=0$ ;  $y_{\max}=30,75$ ;  $z_{\min}=12$  ч,  $z_{\max}=18,5$  ч. Величина отрезка от  $x=0$  до  $x=60$ ° на графике, или  $00_1$ , на положение точки пересечения кривых 1 и 2 влияния не окажет.

Совместным решением их уравнений находим для контроля также аналитически точку пересечения кривых линий 1 и 2. Для этого принимаем  $y=z$ , откуда

$$\frac{\arcsin \cos (-0,4338 \lg x)}{7,5} = 30,75^\circ - 0,198 x - 0,00498 x^2;$$

Это равенство удовлетворяется при  $x=40^\circ 30'$ , причем  $z=14,85$  ч и  $y=+14^\circ$ .

Следовательно, искомая граница между зонами оптимума и адаптации для жизнедеятельности древесных растений как типа жизненной формы проходит по  $40^{\circ}30'$  с. ш. Отсюда также следует, что увеличение фотопериода свыше 14 ч 15 мин при среднегодовой температуре воздуха ниже  $+14^{\circ}$  означает вступление в область ухудшения жизненных условий большинства тех растений, для которых температура и свет являются ведущими экологическими факторами. Привлекает внимание близость значения абсциссы точки пересечения  $x=40^{\circ}30'$  на рис. 28 к значениям точки перегиба кривых и критическим линиям, полученным на рис. 24—27, из чего в высшей степени вероятно, что ухудшение состояния интродуцентов, взятых южнее  $40^{\circ}$  с. ш., при переносе их к северу от этой параллели обусловлено тем, что совместные значения фотопериода и среднегодовой температуры воздуха начинают не удовлетворять оптимальным условиям для этих южных фанерофитов. Вероятно, по широте  $40^{\circ}30'$  проходит граница, разделяющая в природе растения короткого дня от растений длинного дня, положение которой до сих пор было известно весьма приблизительно. Так, В. П. Малеев [1933] указал в качестве такой границы  $30^{\circ}$  с. ш. с продолжительностью максимального дня 13 ч. В другом месте этой же работы говорится, что безразличные к длине дня растения происходят из зоны от  $40$  до  $80^{\circ}$  с. ш.

Термин «растения короткого дня» является недостаточным: растения реагируют не только на свет, но и всегда одновременно на температуру, т. е. растения короткого дня в то же время большей частью и теплолюбивы. В данной работе растения короткого дня понимаются как теплолюбиво-короткодневные растения. Из критериев, выведенных в главе 2, также следует, что зона комфорта фанерофитов короткого дня простирается севернее от тропического пояса, чем это было установлено для климата фанерофитов на основании статистики жизненных форм [Raunkjaer, 1937]. Она занимает не только тропики, но и значительную часть субтропического пояса. Кроме того, оказалось, что виды фанерофитов делятся на две физиологически различные группы по реакции к термо-фотопериоду. Подавляющее большинство видов фанерофитов обитает в теплой зоне с коротким днем, о зоне комфорта которых и говорилось выше. Севернее  $40^{\circ}$  с. ш. обитает незначительная часть видов фанерофитов, где они, по-видимому, находят свой оптимум. Эти виды являются растениями длинного дня и холодостойкими.

Неизбежные отклонения фактического положения границы зоны комфорта теплолюбиво-короткодневных фанерофитов от вычисленной выше линии можно объяснить действием следующих факторов.

К северу от  $40^{\circ}30'$  с. ш. жизненные условия для фанерофитов короткого дня лишь начинают постепенно становиться неудовлетворительными, т. е. здесь кончается их зона оптимума и начинается зона адаптации, которая довольно значительна по разме-

рам. В зоне адаптации растения еще могут отправлять жизненные функции, хотя и состояние большинства из них по мере продвижения к северу постепенно ухудшается вплоть до полярной границы произрастания деревьев и кустарников, которая проходит в среднем по  $68^{\circ}$  с. ш.

Среднегодовая температура воздуха весьма различна в зависимости от высоты точки ее измерения над земной поверхностью. На фотопериод оказывают большое влияние облачность, а также чисто местные условия: сомкнутость фитоассоциации, рельеф местности, почвы и др. Таким образом, если какие-либо виды произрастают в сомкнутом древостое и в припочвенном слое воздуха, особенно под пологом более высокорослых видов, где среднегодовая температура воздуха может быть выше, а фотопериод меньше, чем его теоретические значения для данной широты, то вполне возможно, что область оптимума подобных видов продвинется на север. Величина этого продвижения может быть значительной, если принять во внимание, что температура припочвенного слоя воздуха может значительно отличаться от температуры, измеряемой в метеорологических будках на высоте 2 м [Гейгер, 1931; Саложникова, 1950]. Например, на юго-западном побережье Гренландии ( $69^{\circ}$  с. ш.) около поверхности почвы наблюдалась температура  $+42^{\circ}$ , а на высоте 1 м —  $+16^{\circ}$  [Rikli, 1911]. Если отнести эти числа к географическому положению соответствующих изотерм июля, то окажется, что эти растения из приземного слоя воздуха, фактически произрастают на широте  $69^{\circ}$  с. ш., находясь как бы на  $35^{\circ}$  с. ш., т. е. в условиях субтропиков.

Поэтому, вероятно, не случайно столь близкое совпадение температурно-световой критической линии  $40^{\circ}30'$  с. ш. с северной границей зоны комфорта наблюдается именно у деревьев и кустарников, ибо фанерофиты более остальных жизненных форм испытывают действие различных слоев температуры воздуха и освещения.

Несомненно, на колебание границы оптимума у отдельных видов влияет наличие климатиллов. Возможно также, что оптимум по фотопериоду и термопериоду у одного и того же вида может располагаться на различной географической широте, что необходимо специально исследовать.

Наконец, на географическое положение ареалов всех видов влияет флорогенез, количество осадков и многие другие факторы, которые обычно рассматриваются в руководствах по географии и экологии растений.

Если принять во внимание, что освещение и температура воздуха действуют на растение не изолированно, а совместно, дополняя друг друга и находясь в сложных взаимосвязях со многими другими факторами, то станет ясно, как много причин существует для значительных отклонений от указанного выше правила о зоне комфорта. Наличие довольно большой зоны адаптации свидетельствует также и о большой роли микроклимата в распространении растений.

В заключение отметим, что при определении зоны оптимума теплолюбивых и короткодневных фанерофитов более правильным будет пользоваться не полученной выше абстрагированной линией —  $40^{\circ}30'$ , а ее следствиями. Это, по-первых,  $+14^{\circ}$  изотерма среднегодовой температуры воздуха в северном полушарии, во-вторых, — линия продолжительности максимального дня в 14 ч 51 мин (см. рис. 28). Оба названных критерия должны использоваться совместно с учетом того, что они дополняют друг друга, как было указано выше. Кроме того, около параллели  $40^{\circ}30'$  с. ш. проходит изотерма температуры воздуха  $+10^{\circ}$  в январе и  $+25^{\circ}$  изотерма температуры воздуха в июле, что также может быть использовано в качестве дополнительных и контролирующих сведений.

**Высотная и полярная границы древесной растительности.** Пределы, до которых теоретически возможны географические перемещения фанерофитов, очевидно, находятся вблизи границ древесной растительности или совпадают с ними. Как известно, в зависимости от географической широты главным образом и от степени континентальности климата, экспозиции склонов и многих других причин отчасти положение высотной границы неугнетенных деревьев изменяется. Однако, закон этого изменения в имеющейся литературе достаточно ясно не отражен. Первая попытка выразить эту закономерность в связи с определением зоны оптимума произрастания древесных видов принадлежит Г. Майру [Maug, 1909], однако эта закономерность была выражена прямой линией и ограничена пределами Европы от  $47^{\circ}$  с. ш. (Альпы) до  $65^{\circ}$  с. ш. (Норвегия). В более широких пределах — от 0 до  $90^{\circ}$  широты и от 0 до 6000 м альтитуды — передает соответствие зональности в горах — зональности на равнине график, составленный в связи с изучением флоры о-ва Ява [Steenia et al., 1972], однако и эта аппроксимация выражается прямой линией, которая в биологических явлениях редко дает достаточно хорошие приближения к фактическим данным. Поэтому становится трудно определить даже приблизительно высоту границы деревьев в горах на заданной широте, ибо имеющиеся результаты непосредственных измерений относятся лишь к конкретным местам и рассеяны по многочисленным литературным источникам. Довольно близко к верхней и полярной границе деревьев проходит изотерма июля  $+10^{\circ}$ . С целью определить достоверность этого совпадения по данным Брокмана-Ероша [Brockman-Ierosch, 1919] был вычислен парный критерий Вилкоксона. Оказалось, что между рядами высоты границы деревьев и изотермы июля  $+10^{\circ}$  в Альпах статистически значимой разницы нет.

Высота изотермы $10^{\circ}$ июля, м	Высота границы деревьев, м	Высота изотермы $10^{\circ}$ июля, м	Высота границы деревьев, м	Высота изотермы $10^{\circ}$ июля, м	Высота границы деревьев, м
1805	1750	1980	2000	2020	2350
1765	1725	1990	2150	1880	1950
1700	1750	1990	2300	2125	1950

Однако далеко не всегда имеется возможность определить ход изотермы июля  $+10^{\circ}$ , особенно в горах; кроме того, изотермы, в свою очередь, являются в значительной степени функцией географической широты местности и ее возвышения над уровнем моря. Поэтому было принято целесообразным искать зависимость высоты границы леса от первоначального аргумента — географической широты.

Широта, градусы	Абсолютная высота, м	Широта, градусы	Абсолютная высота, м	Широта, градусы	Абсолютная высота, м
Северное полушарие [Шафер, 1956]		Южное полушарие [Тролл, 1961]		Южное полушарие [Hermes, 1955]	
67	750	2	3100	4	3700
65	230	2	4000	5	3700
62	900	15	4500	36	1950
58	1100	40	1500	42	1200
55	300	46	1000	39	1350
53	2200	21	1600	39	750
51	1250	4	4100	39	1050
50	1750	51	0	42	1350
49	1600			44	1100
47	2050	Южное полушарие [Шафер, 1956]		45	1200
44	1290	38	1500	38	1500
43	1850	3	3000	30	2700
40	3600	7	2800	15	3600
38	2200	11	2400	33	2000
34	1900	33	3500	53	0
19	3200	42	1300		
		55	550		

Авторы, указанные выше, в свою очередь, пользовались многочисленной литературой, чтобы собрать приведенные сведения. Наиболее полная сводка литературы по рассматриваемому вопросу приведена у К. Гермеса [Hermes, 1955]. Поскольку данные, приведенные Гермесом, относились главным образом к верхней границе леса, а данные Тролля [Troll, 1961] по южному полушарию — к границе деревьев, обе группы чисел сравним при помощи непараметрического критерия Вилкоксона. Оказалось, что достоверного различия между ними по генеральной тенденции не существует, поэтому, по-видимому, можно отождествить границу леса с границей деревьев. Не существует общепринятого соглашения о том, какую группу деревьев следует считать лесом. Кроме того, более четко можно идентифицировать при наблюдениях в природе верхнюю границу отдельных деревьев, чем связанную с ней трудноразличимыми переходами границу леса. Поэтому предпочтительней наблюдать верхнюю границу деревьев. После обработки методом наименьших квадратов данных (с. 109), относящихся к северному полушарию, было получено уравнение параболы:  $A = 4141 - 9,85 \varphi - 0,755 \varphi^2$ , где  $A$  — абсолютная высота в метрах верхней границы деревьев в горах,  $\varphi$  — северная широта в градусах. При  $\varphi = 0$ ,  $A = 4141$  м, что соответствует верхней границе неугнетенных деревьев в горах на экваторе.

Коэффициент корреляции между  $A$  и  $\varphi$  в северном полушарии довольно высок:  $r = -0,793 \pm 0,16$  и вполне достоверен ( $t = 4,86$ ). Приравнявая последнее уравнение нулю,  $0 = 4141 - 9,35 \varphi - 0,755 \varphi^2$ , получим

$$\varphi = \frac{9,85 \pm \sqrt{9,85^2 + 4 \cdot 0,755 \cdot 4141}}{-2 \cdot 0,755} = 67,85^\circ = 67^\circ 51' \approx 68^\circ.$$

(Второй корень уравнения оказался за границами исследования.) Таким образом, экстраполяция параболы в сторону северного полюса дает среднюю широту северной границы неугнетенных деревьев  $-68^\circ$  с. ш., что фактически соответствует ее положению,

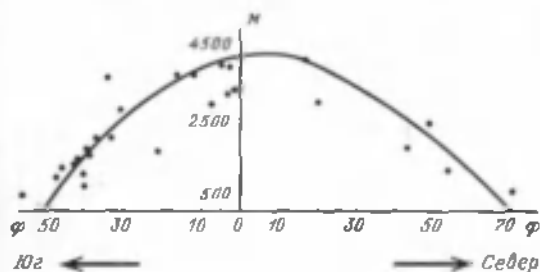


Рис. 29. Распределение высот в метрах верхней границы леса в горах в зависимости от широты

Точки — эмпирические данные;  $\varphi$  — градусы северной и южной широты

особенно в восточном полушарии. Следовательно, полученную параболическую закономерность положения высотных границ деревьев в северном полушарии можно считать близкой к существующей в природе. Аналогичная работа была выполнена с данными по южному полушарию, где были вычислены: корреляционное отношение, равное  $\eta = 0,87 \pm 0,095$ , значения эмпирических линий регрессии и коэффициенты уравнения параболы второй степени. В результате положение высоты верхней границы неугнетенных деревьев в зависимости от широты в южном полушарии соответствует уравнению  $A = 3783 - 1,831 \varphi - 1,4956 \varphi^2$ .

Как видно из рис. 29, экваториальная точка не является местом перехода одной кривой в другую. Это может указывать, что наивысшее положение границы деревьев находится несколько в стороне от экватора, по-видимому, в северном полушарии как более континентальном. Аналитическая экстраполяция последнего уравнения дает значение полярной границы леса в южном полушарии в среднем  $51^\circ$  ю. ш.

Большой размах колебаний экспериментальных данных по мере приближения к оси ординат (рис. 29) в обоих полушариях можно объяснить тем, что положение верхней границы неугнетенных деревьев на больших высотах определялось, по-видимому, с меньшей точностью, чем в невысоких горах.

Положение полярных границ неугнетенных деревьев  $-68^\circ$  в северном полушарии и  $51^\circ$  в южном — свидетельствует о том, что климат южного полушария холоднее, чем климат северного. Экологически такое положение полярных границ деревьев можно

объяснить тем, что в океаническом климате деревья требуют для произрастания средней температуры самого теплого месяца не меньше  $+10^{\circ}$  [Grockman-Ierosch, 1919] и относительной влажности воздуха при этом не больше 70% [Каминский, 1924]. Поэтому возможно, что южная полярная граница неугнетенных деревьев находится также поблизости от изотермы  $10^{\circ}$  самого теплого месяца, как предположили для северной полярной границы [Берг, 1927]. Для объяснения причин фактического положения полярных границ деревьев, однако, недостаточно изучить влияние на них температуры и влажности воздуха. Требуется привлечь, как минимум, еще один фактор — фотопериод и комплексно изучить совместное действие всех факторов с учетом их взаимосвязей, в частности с положением нижней границы снега в горах, расстояние между которой и верхней границей деревьев, по некоторым данным [Семенов, 1836], уменьшается от экватора к полюсам. При этом, чтобы обеспечить возможность сравнения и контроля, весьма желательно выявить и полярные границы распространения других жизненных форм растений. Так, полярные границы травянистой растительности по сравнению с древесной находятся, вероятно, ближе к полюсам, о чем свидетельствует график, построенный И. Визнером [Wiesner, 1907], на котором кривые максимальной и минимальной потребности в свете для этих растений пересекались против  $80^{\circ}$  с. ш.

**Фитозекватор зоны комфорта фанерофитов.** Наличие зоны комфорта фанерофитов, ограниченной полярными и высотными границами (о положении которых говорилось на с. 110), предполагает существование и некоторой срединной линии этой зоны. Наиболее благоприятные условия для произрастания фанерофитов, очевидно, находятся в середине их зоны комфорта; при движении отсюда в обе стороны от фитозекватора к полярным границам условия ухудшаются. Учитывая, что зона древесной растительности расположена несимметрично относительно астрономического экватора, естественно предположить, что фитозекватор не совпадает с астрономическим. Ориентировочно он должен находиться севернее астрономического экватора, так как средняя из широт полярных границ деревьев (найденных в предыдущем разделе) равна:  $(68^{\circ} + 51^{\circ})/2 = 8^{\circ}30'$  с. ш., что, однако, нельзя считать даже приблизительным значением фитозекватора; эта величина указывает лишь тенденцию его расположения.

К методике определения термического экватора. Поскольку на положение полярной и высотной границ зоны комфорта фанерофитов наибольшее влияние оказывает температура воздуха, следует предположить, что этот же фактор в значительной степени определяет и положение фитозекватора, т. е. центральной или срединной линии зоны комфорта. О примерном положении фитозекватора позволило бы судить усредненное значение термозекватора земли. Однако недостаточное количество имеющихся в литературе данных о положении термического экватора (ТЭ) земли не позволяет внести ясность в этот вопрос.

Учитывая, что ТЭ является также одной из важнейших биогеографических констант земли, интересно выяснить возможности применения точных методов для его определения. Это могло бы оказаться полезным также при исследовании некоторых теоретических вопросов климатологии. В частности, периодическое определение направления сдвигов в положении ТЭ может служить методом оценки направления изменения планетарного климата в дополнение к существующим способам. Большая точность в определении ТЭ, вероятно, недостижима, ибо экваториальный пояс имеет сравнительно равномерную температуру с небольшим градиентом ее изменения по расстоянию и временам года. Вековые и другие виды дрейфа среднегодовой температуры также постоянно изменяют положение ТЭ. Однако эти факторы не могут служить причиной для того, чтобы можно было отказаться от исследования возможностей определения ТЭ точными методами.

Первая попытка определять ТЭ принадлежит, по-видимому, А. Гумбольдту, который в начале XIX в. писал, что климат северного полушария отличался от южного на  $6-7^\circ$  широты [Humboldt, 1817], что, возможно, соответствовало положению ТЭ в то время. ТЭ может быть определен по данным среднемесячной температуры или за любой другой период времени, в зависимости от чего он может принимать различное положение. Например, ТЭ, определенный по среднемесячной температуре января 1953 г., располагался на  $5^\circ$  с. ш.— $5^\circ$  ю. ш., а по температуре июля 1953 г. находился на  $15-25^\circ$  с. ш.; ТЭ по среднегодовой температуре в среднем проходит по  $10^\circ$  с. ш. [БЭС, 1956]. В данной работе принято считать термозкватором параллель, максимально близкую к изотерме, соответствующей наивысшей среднегодовой температуре воздуха на земле. Таким образом, ТЭ, помимо методов, которые будут применены ниже, может быть получен также выпрямлением изотермы максимальной среднегодовой температуры. Из литературы известна лишь одна попытка определить ТЭ путем вычислений [Tetens, 1931], однако результаты ее ( $4-6^\circ$  с. ш.) подвергались сомнению ввиду неточности исходных данных [Hann, 1932].

Следовательно, по сути вопроса достоверно известно лишь то, что ТЭ вследствие преобладающего влияния океанических масс южного полушария располагается севернее астрономического экватора. В литературе не приводится строгого доказательства того, что климат северного полушария теплее южного. Хотя этот факт не вызывает сомнения, однако интересно выяснить степень достоверности этого суждения и выразить количественную разницу в среднегодовой температуре обоих полушарий. Поскольку утверждение о более теплой климате северного полушария является также и предпосылкой для существования ТЭ, предварительно было произведено математическое сравнение среднегодовой температуры воздуха, приведенной к уровню моря, в обоих полу-



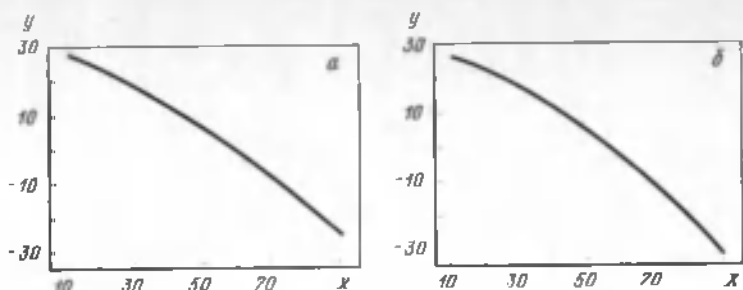
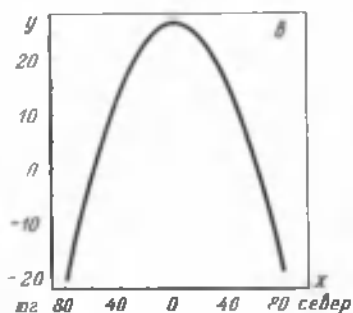


Рис. 30. Зависимость среднегодовой температуры воздуха ( $y$ ) в  $^{\circ}\text{C}$  от географической широты ( $x$ ) в северном ( $a$ ) и южном ( $б$ ) и совместно в обоих полушариях ( $в$ ) в градусах



шариях по данным Горчинского [Gorczyński, 1918], которые помещены ниже.

Широта	$x, ^{\circ}\text{C}$	$y, ^{\circ}\text{C}$	Широта	$x, ^{\circ}\text{C}$	$y, ^{\circ}\text{C}$
90	-22,7	-30	40	14,0	12,0
80	-17,2	-24,7	30	20,4	18,3
70	-10,4	-13,3	20	25,0	22,8
60	-0,6	-4,1	10	26,0	24,7
50	5,4	5,3			

Значения среднегодовой температуры в градусах Цельсия здесь сравнивали посредством вычисления парного критерия Стьюдента, величина которого ( $3,91 > 3$ ) показала, что среднегодовая температура южного ( $y$ ) и северного ( $x$ ) полушарий на одноименных широтах различается достоверно на 1%-ном уровне достоверности, несмотря на то что оба полушария получают на одинаковых широтах равное количество тепла, что было еще доказано Ламбертом [Напп, 1932].

По приведенным данным было подсчитано, что в среднем среднегодовая температура воздуха в южном полушарии на одноименной широте ниже, чем в северном, на  $3,18^{\circ}$ . В литературе указывалось, что эта разница составляет  $1,5-2^{\circ}\text{C}$  [Павлов, 1948]. Среднегодовая температура воздуха зависит от широты местности; степень силы этой корреляции измеряется величиной корреляционного отношения:  $\eta = 0,84 \pm 0,01$  [Терентьев, 1946]. По приведенным данным были также вычислены уравнения, выражающие форму этой зависимости. В северном полушарии

(рис. 30, а):  $y = 32,2 - 0,372x - 0,00291x^2 (\pm 2,01)$ , а в южном полушарии (рис. 30, б):  $y = 29,1 - 0,256x - 0,00178x^2 (\pm 1,88)$ , где в обоих уравнениях:  $y$  — среднегодовая температура воздуха в °С,  $x$  — широта в градусах.

Ниже приведены теоретические значения среднегодовой температуры воздуха в зависимости от географической широты для обоих полушарий земли, вычисленные по этим уравнениям.

$x^{\circ}$	$y, ^{\circ}\text{C}$		$x^{\circ}$	$y, ^{\circ}\text{C}$	
	Северное полушарие	Южное полушарие		Северное полушарие	Южное полушарие
90	-24,8	-32,6	40	12,7	11,3
80	-16,1	-21,9	30	18,5	17,2
70	-8,0	-12,2	20	23,6	22,1
60	-0,54	-3,4	10	28,2	26,1
50	6,4	4,4			

Рис. 30 также свидетельствует о более теплом климате северного полушария.

Для определения абсциссы максимума рассматриваемой функции по тем же данным (см. 113) вычислено методом наименьших квадратов уравнение параболы второй степени по совокупности значений среднегодовой температуры обоих полушарий. Значения температуры для удобства вычислений переводились в условные числа и обратно по формулам:

$$n^{\circ}\text{C} = (n + 40)^{\circ}\text{усл.}, \quad n^{\circ}\text{усл.} = (n - 40)^{\circ}\text{C}.$$

Градусы широты в вычислениях даны также в виде условных чисел, согласно нижеприведенным данным, которые могут быть полезными и в других биогеографических исследованиях, где применяются математические методы.

Широта, градусы	Условные числа	Широта, градусы	Условные числа
Северная		Южная	
90	18	10	8
80	17	20	7
70	16	30	6
60	15	40	5
50	14	50	4
40	13	60	3
30	12	70	2
20	11	80	1
10	10	90	0
Экватор 0	9		

Уравнение, полученное по данным Горчинского (с. 113) для обоих полушарий совместно, имеет вид

$$y = 6,1620 + 12,627x - 0,68319x^2,$$

где  $y$  — среднегодовая температура в условных градусах по вышеприведенным формулам;  $x$  — условные градусы широты по приведенным данным. Абсциссу экстремума параболы и, сле-

довательно, положение ТЭ находим по формуле

$$X_3 = -\frac{a_1}{2a_2} = -\frac{12,627}{-0,68319 \cdot 2} = 9,2411, \text{ или } 2^{\circ}16' \text{ с. ш.}$$

Повторим для контроля определение ТЭ по другим данным [Павлов, 1948], приведенным ниже.

$x$	$y$	$y'$	$x$	$y$	$y'$	$x$	$y$	$y'$	$x$	$y$	$y'$
17	-16	-18,3	13	16	16,2	9	30	27,2	5	14	14,7
16	-8	-7,5	12	20	21,1	8	28	26,3	4	6	7,9
15	0	1,9	11	24	24,6	7	22	23,9	3	2	-0,31
14	8	9,8	10	30	26,6	6	18	20,0			

Теоретические значения среднегодовой температуры воздуха ( $y'$ ) вычислены по эмпирическим ( $y$ ) на разной широте в условных градусах по уравнению:  $y' = -33,85 + 13,38x - 0,733x^2$ , ( $\pm 2,11^{\circ}$ ), полученному по методу наименьших квадратов, где  $x$  — условные градусы широты (см. с. 114),  $y$  — среднегодовая температура воздуха в  $^{\circ}\text{C}$ . Согласно последнему уравнению ТЭ должен находиться на  $2^{\circ}07'$  с. ш. (рис. 30, в).

Парабола второй степени — симметричная кривая, но, как мы видим из двух только что рассмотренных примеров, она может отразить асимметрию экспериментальных точек за счет соответствующего ее сдвига по оси абсцисс. Однако в данном случае не исключается возможность неточности определения моды, ввиду особенностей самого метода ее определения. Поэтому возникает вопрос о контрольном способе аппроксимации рассматриваемых здесь данных. Большое разнообразие форм кривых могут передавать кривые распределения Пирсона, однако они, строго говоря, не могут быть применены для выравнивания функциональных зависимостей. Но, условившись, что результаты аппроксимации данных по кривым Пирсона не будут использоваться для общего анализа явления, а лишь для определения моды, находим вычислением кривой первого типа Пирсона по данным Горчинского (с. 113):  $x = 1^{\circ}48'$  с. ш., что соответствует значению ТЭ. ТЭ был найден также при помощи кривой Пирсона первого типа по другим, более поздним данным Ханна о среднегодовой температуре воздуха [Напп, 1932]:  $x = 1^{\circ}42'$  с. ш. Если эти же данные аппроксимировать параболой ( $y = 5,9090 \pm 12,800x - 0,69386x^2$ ), вычисленной по методу наименьших квадратов, то получим по формуле максимума параболы широту ТЭ:  $x = 2^{\circ}13'$  с. ш.

По-видимому, или парабола второй степени имеет свойство повышать моду статистических явлений, или кривая Пирсона первого типа ее занижает. Вычисление параболы третьей степени по способу Чебышева для выравнивания данных Ханна привело к уравнению  $y = 5,145 + 13,392x - 0,778x^2 + 0,0031x^3$ , где  $y$  — среднегодовая температура в градусах Цельсия,  $x$  — широта в условных градусах. При помощи первой производной определяем ТЭ по максимуму этого уравнения, который равен:  $x = 1^{\circ}3'$  с. ш.

В заключение отметим, что положение термозкватора, по-видимому, довольно лабильно и в среднем располагается в пределах 2—10° с. ш.

Фитозкватор высотных границ леса. Рассмотрев методы нахождения термозкватора (с. 111—116), который мы считаем основной предпосылкой существования фитозкватора, перейдем к непосредственному определению географического положения последнего. Для этой цели обработаны данные Бергхауза (Berghaus, 1874) о высоте верхней границы в горах на различной географической высоте. В обработку включено 127 точек измерения высоты границы леса, из них 112 по северному и 15 по южному полушариям. По этим точкам рассчитана теоретическая линия регрессии (табл. 16). Как установлено ранее, зависимость положения верхней границы леса в горах от широты может быть удовлетворительно аппроксимирована параболой второй степени в отдельности для каждого полушария. Однако в данном случае более важно выразить точнее асимметрию в расположении на графике экспериментальных точек совместно для обоих полушарий и параболу второй степени как симметричную кривую можно применить здесь лишь с большой степенью условности. Поэтому, подставляя вместо частот значения высоты границы леса ( $y$ ) по способу моментов произведений, получим параметры и ординаты кривой Пирсона I типа, выраженные уравнением:

$$y = 3430 \left(1 + \frac{x_0}{5,6208}\right)^{1,1989} \cdot \left(1 - \frac{x_0}{8,5388}\right)^{1,8127}.$$

Обозначения в этом уравнении и табл. 16 следующие:  $y$  — высота верхней границы леса в горах в метрах,  $x$  — географическая ши-

Таблица 16. Вычисление ординат кривой I типа Пирсона, выражающей зависимость высоты границы леса в горах от географической широты

$x$	$x_{cp}$	$\frac{x_{cp}-x}{c} = \lambda e$	$\frac{x_0}{5,6208} + 1$	$1 - \frac{x_0}{8,5388}$	$\lg(\lambda)$
1	2	3	4	5	6
4	4,5	-4,7365	0,1573	1,5547	$\bar{1},1967$
5	5,5	-3,7365	0,3352	1,4376	$\bar{1},5253$
6	6,5	-2,7365	0,5132	1,3205	$\bar{1},7103$
7	7,5	-1,7365	0,6911	1,2034	$\bar{1},8396$
8	8,5	-0,7365	0,8690	1,0863	$\bar{1},9390$
9	9,5	+0,2635	1,0469	0,9691	0,0198
10	10,5	+1,2635	1,2248	0,8520	0,0881
11	11,5	+2,2635	1,4027	0,7349	0,1470
12	12,5	+3,2635	1,5806	0,6178	0,1990
13	13,5	+4,2635	1,7585	0,5007	0,2449
14	14,5	+5,2635	1,9364	0,3836	0,2869
15	15,5	+6,2635	2,1143	0,2665	0,3251
16	16,5	+7,2635	2,2922	0,1494	0,3602
17	17,5	+8,2635	2,4708	0,0322	0,3929

рота в условных числах (см. с. 114),  $x_{cp}$  — среднее значение разряда, величина которого здесь равна  $c=1$ ,  $x$  — значение точки отсчета (вспомогательное вычисление),  $x_0$  — преобразование аргумента, суть которого понятна из заголовка столбца 3 табл. 16,  $y_0$  — максимальная ордината кривой:  $\lg y_0 = 3,5353$ .

Если считать, что географические координаты линии максимальной высоты границы леса в горах соответствуют или близки к положению фитоэкватора, то в данном случае его положение аналитически определяется абсциссой максимальной ординаты, равной  $x=2^{\circ}22'$  с. ш. Полученное значение фитоэкватора весьма близко к положению термозкватора, которое было определено выше при анализе метеорологических данных ( $2^{\circ}16'$  с. ш.).

Для контроля данные Бергхауза были также аппроксимированы параболой третьей степени по способу Чебышева, в результате чего получено уравнение  $y = -8909,4 + 3145,4x - 245,9x^2 + 5,38x^3$ , где  $y$  — высота в метрах границы леса в горах,  $x$  — широта в условных числах согласно данным на с. 114.

Для нахождения фитоэкватора по этому уравнению возьмем первую производную параболы третьей степени:  $y = a + bx + cx^2 + dx^3$  и приравняем ее к нулю. Получаем:

$$x = \frac{-c \pm \sqrt{c^2 - 3db}}{3d}$$

Один из корней этого уравнения соответствует максимуму кубической функции:  $x_2 = 1^{\circ}19'$  с. ш., что и является в данном случае фитоэкватором.

Таким образом, в общем положение термозкватора близко к положению фитоэкватора, аналогично отмеченному выше (с. 111) совпадению изотермы июля  $+10^{\circ}$  с высотной и полярной границами леса. Положение фитоэкватора вследствие многолетней, как

$\lg (5)$	$\lg (4) \cdot 1,1839$	$\lg (5) \cdot 1,8137$	$(8) + (9) + \lg y_0$	$y$
7	8	9	10	11
0,1917	-0,9591	0,3477	2,9239	839
0,1577	-0,5667	0,2860	3,2546	1797
0,1209	-0,3459	0,2193	3,4087	2563
0,0803	-0,1915	0,1456	3,4894	3086
0,0358	-0,0728	0,0649	3,5274	3368
1,9863	0,0236	-0,0248	3,5841	3421
1,9304	0,1052	-0,1262	3,5143	3268
1,8662	0,1755	-0,2427	3,4681	2938
1,7909	0,2376	-0,3792	3,3937	2476
1,6996	0,2924	-0,5448	3,2829	1919
1,5839	0,3425	-0,7547	3,1231	1328
1,4257	0,3881	-1,0416	2,8818	762
1,1743	0,4300	-1,4976	2,4677	293
2,5079	0,4691	-2,7062	1,2982	20

бы обобщенной и усредняющей реакции древесных растений более устойчиво или консервативно по сравнению с термоэкватором, ибо положение последнего постоянно меняется. Поэтому, вероятно, более надежной геотермической и биогеографической константой следует считать фитоэкватор, средняя широта которого около 2° с. ш.

Амплитуда колебаний основных метеофакторов в некоторой местности, по-видимому, может служить указанием на возможный диапазон адаптации и обитающих здесь видов. Применяя к экологии растений кибернетический закон необходимого разнообразия, можно утверждать, что у растения, находящегося в оптимуме, разнообразие регуляторной системы больше или равно разнообразию возмущающих экзогенных и эндогенных факторов среды. У растения, находящегося вне оптимума, разнообразие регуляторной системы меньше разнообразия тех же возмущающих факторов среды. Под регуляторной системой в данном случае понимается комплекс таких систем или подсистем, или отдельных соответствующих факторов жизнедеятельности организма. Следовательно, регуляторные возможности организмов, естественно обитающих в данных условиях, по амплитуде и длительности своего изменения должны быть всегда несколько больше адекватных изменений основных факторов внешней среды, иначе эти организмы не могли бы здесь долго выжить. Варьирование метеофакторов, очевидно, возрастает от экватора к полюсам, особенно велико оно в умеренном поясе, и по амплитуде колебаний этих факторов здесь можно судить о том, насколько велики адаптационные возможности достаточно давно обитающих в данном климате организмов. Действительно, возможная зона произрастания большинства растений умеренного пояса включает также субтропики и тропики по обе стороны экватора, тогда как многолетние растения тропиков практически нигде не могут выживать в открытом грунте, кроме своей зоны, в соответствии со своими весьма малыми возможностями адаптации, которые находятся в связи с малым градиентом изменения метеофакторов во времени и пространстве в пределах теплого пояса земли.

В заключение приведем данные о верхнем пределе произрастания деревьев и кустарников в СССР. Нанвысшая известная точка роц деревьев в нашей стране — это тополевики в долине Рамаифа (Памир) на высоте 3850 м над уровнем моря. Выше всех — до 4450 м — из древесных растений поднимается (также на Памире) кустарник *Dasiphora dryadanthoides* Juz. [Гусев, 1959].

### **Зона прагматического оптимума для прироста древесины у сосны и березы в СССР**

Для иллюстрации возможностей практического применения положений, приведенных в главе 2, ниже определяются те значения географической широты, на которых прирост древесной массы у насаждений сосны и березы будет максимальным, что инте-

ресно для методики планирования и размещения лесного хозяйства, так как искомые значения географической широты могут служить указанием на положение прагматического оптимума у данных древесных видов.

Установление зоны прагматического оптимума выращивания максимального количества древесины определенного качества с наименьшими затратами имеет большое народнохозяйственное значение и в связи с более рациональным использованием всего фонда окультуренных земель при размещении прочих, в том числе сельскохозяйственных культур, в соответствии с оптимумом каждой из них. При централизованном планировании возможно освобождение земельной площади из-под малорентабельных культур, расположенных географически не в своем прагматическом оптимуме, и занятие этой площади более рентабельными культурами, находящимися здесь свой прагматический оптимум. Как установлено, норма энергии на поддержание единицы запаса лесного насаждения одного и того же вида или состава возрастает при переходе от лучших биотопов к худшим [Хильми, 1957].

Параболой второй степени были аппроксимированы данные о средних запасах на 1 га древесины сосны и березы (отдельно) на различной географической широте в пределах РСФСР.

Эти данные были вычислены по материалам справочника «Лесной фонд РСФСР» за 1962 г., где приведены запасы в корневой массе древесных видов по 71 области, краю и АССР, входящих в состав РСФСР по состоянию на 1 января 1961 г. Для обработки были взяты сведения о запасах только по лесам первой группы, где имеется несколько большая вероятность того, что насаждения не подвергались значительной вырубке. По каждой области, краю, АССР вычислялся средний запас в  $m^3$  на 1 га и географическая широта центра этой административной единицы. Центром области считалась точка, лежащая на середине линии ее наибольшей протяженности с севера на юг.

Совокупности полученных таким образом данных по сосне и березе по трем возрастным группам обрабатывались методами математической статистики.

Полученные совокупности данных были сгруппированы в двенадцать вариационных рядов и затем в шесть корреляционных решеток (по трем возрастным группам сосны и березы). Для каждой пары рядов (широта — запас) вычисляли: корреляционное отношение, его ошибку и критерий достоверности по Стьюденту, эмпирическую линию регрессии  $y$  по  $x$ , т. е. запаса по широте, аппроксимацию эмпирической линии регрессии уравнением параболы второй степени, ошибку этого уравнения параболы; определяли его алгебраические корни и максимум путем взятия первой производной. Эмпирические линии регрессии запаса в  $m^3$  на 1 га в зависимости от широты в градусах северной широты и соответствующие им теоретические линии регрессии по уравнениям параболы второй степени вычерчены на рис. 31, а—е. Ре-

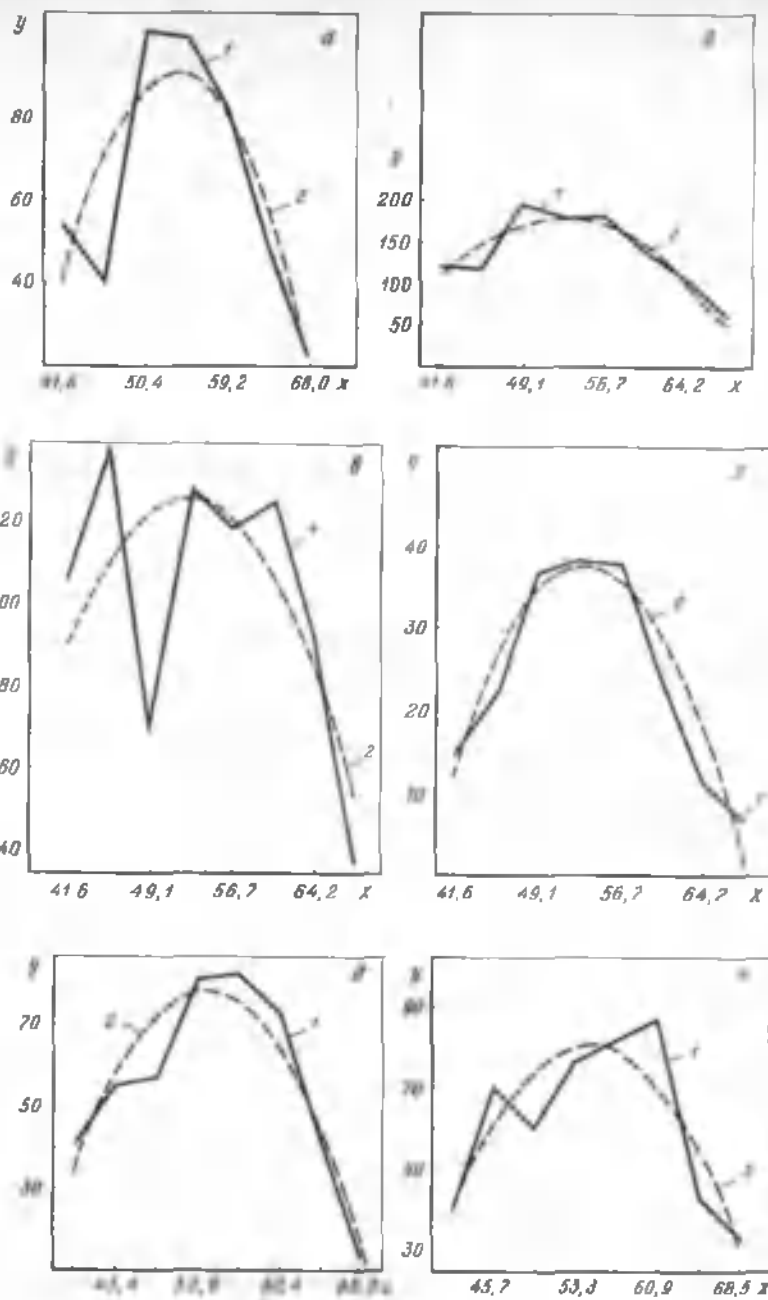


Рис. 31. Зависимость запаса лесонасаждений от широты их произрастания  
 1 — эмпирическая, 2 — теоретическая линия регрессии: а — молодняк сосны II класса возраста; б — средневозрастные насаждения сосны; в — общий запас сосны; г — молодняк березы II класса возраста; д — средневозрастные насаждения березы; е — общий запас березы, по оси абсцисс градусы северной широты, по оси ординат — запасы (в м<sup>3</sup>/га).



зультаты вышеназванных вычислений приведены в табл. 17. Числа в таблице округлены после завершения всех расчетов. В табл. 17 в порядке номеров столбцов приведены следующие данные.

1 — номера рис. 31, а—е, относящихся к соответствующим группам возраста сосны и березы.

2 — группы возраста насаждений сосны и березы, участвующие в данной обработке.

3 — объем статистической совокупности или число административных единиц (областей, краев, АССР), для которых вычисляли географическую широту их центра и запас в м<sup>3</sup> на 1 га по данной группе возраста. Объем совокупности по разным группам неодинаков, ввиду того что не во всех из 71 административных единиц имелись насаждения сосны или березы, а также ввиду исключения артефактов.

4 — корреляционное отношение, выражающее количественно силу связи между запасом и географической широтой произрастания насаждений данной группы возраста и  $\pm$  его ошибка.

Как у сосны, так и у березы величина показателя силы связи между запасом и географической широтой выше у насаждений молодняка и ниже у средневозрастных насаждений и в общем запасе (в последний входят также спелые и перестойные насаждения).

Уменьшение силы изучаемой связи по мере увеличения возраста насаждений может происходить по многим причинам, в частности оно может быть следствием количественного увеличения рубок по мере увеличения возраста насаждений, что нарушает естественное течение явлений и увеличивает дисперсию данных. Не исключена возможность возрастания числа ошибок и, следовательно, увеличения дисперсии при таксации более старших групп возраста. Возможно также, что популяционные признаки становятся более разнородными по мере увеличения возраста насаждений.

5 — критерий Стьюдента достоверности корреляционного отношения и, следовательно, наличия связи между изучаемыми факторами. Величина критерия также уменьшается с увеличением возраста насаждений.

6 — уравнение параболы второй степени по каждой паре взаимосвязей. Теоретическая линия регрессии во всех парах взаимосвязей имеет форму двускатной куполообразной кривой.

Запас древесины на 1 га возрастает с севера на юг, достигает максимума и затем уменьшается до нуля у южной границы обитания как у *Pinus sylvestris*, так и у *Betula alba* во всех возрастных группах обоих видов.

Кривые, приведенные на рис. 31, а—е, подтверждают на фитогеографическом материале ту же закономерность двускатной кривой проявления оптимума в биологии, которую установил П. В. Терентьев [1947] на фактах из области зоологии.

7 — ошибка уравнений из столбца 6 табл. 17 довольно велика, поэтому уравнения здесь приводятся лишь для качественной характеристики изучаемого явления.

Вариабельность данных по запасу древесины на гектар оказалась значительной: коэффициент вариации равен: по общему запасу березы — 33,5%, по запасу молодняка березы — 39,5% и по общему запасу сосны — 32,2%. Однако показатель точности опыта по тем же данным запасов соответственно равен 4,5 и 4%, т. е. не превышает критической величины — 5%.

8,9 — алгебраические корни уравнений из столбца 6, когда в них  $y=0$ , то  $x_1$  и  $x_2$  определяют точки пересечения каждой параболы с осью  $x$  (рис. 31, а—е) и тем самым примерно определяют уровни, относительно которых колеблется северная ( $x_2$ ) и южная ( $x_1$ ) границы распространения в СССР сосны и березы в градусах северной широты.

10 — первая производная уравнений столбца 6 при  $y=0$ , определяющая точку перегиба парабол и географическую широту в градусах, на которой насаждения сосны и березы указанных групп возраста имеют наибольший запас. Числа столбца 10 указывают, следовательно, широту, на которой может находиться биогеографический прагматический оптимум рассматриваемых насаждений.

На положение крайних точек распространения видов растений влияют различные случайности, поэтому средняя точка ареала вида лучше характеризует его распространение [Lutz, 1921]. Из сравнения средних широт распространения видно, что береза более зимостойка (54,6° с. ш.), чем сосна (53,0° с. ш.). Это положение оптимума сосны не противоречит оптимуму, указанному визуально для нее в Европе [Maug, 1909]. 11 — зона обитания сосны и березы в градусах широты. Анализ, предложенный в

Таблица 17. Математический анализ зависимости запаса от географической широты у насаждений сосны и березы

Номер графиков на рис. 31	Группа по возрасту насаждений	Объем совокупности	Корреляционное отношение и его ошибка	Критерий достоверности
1	2	3	4	5
	<b>Сосна:</b>			
а	Молодняк II кл.	61	0,71±0,09	7,8
б	Средневозрастные	64	0,57±0,10	5,5
в	Общий запас	65	0,46±0,11	4,1
	<b>Береза:</b>			
г	Молодняк II кл.	62	0,73±0,09	8,3
д	Средневозрастные	65	0,58±0,10	5,6
е	Общий запас	68	0,57±0,10	5,7

табл. 17, приводится с методической целью в качестве примера определения оптимума. Для более точного определения границы зоны прагматического оптимума можно было бы увеличить объем данных за счет порайонного учета запаса насаждений, однако автор не имел подобного материала. Тем не менее практические значения имеют следующие данные. В РСФСР сосна обыкновенная распространена в среднем от 32 до 73° с максимумом запаса на 53° с. ш., а береза белая от 37 до 72° с максимумом на 55° с. ш., средний запас березы 73,1 м<sup>3</sup>/га, а сосны — 117 м<sup>3</sup>/га. Сигмальные отклонения этих средних или границы оптимума по березе — от 48,2 до 98 м<sup>3</sup>/га, по сосне — от 79,3 до 154,7 м<sup>3</sup>/га, а по широте у березы — от 49,5 до 60,2°, у сосны — от 49 до 60,1° с. ш.

Подсчеты экономической эффективности интродукции растений в народном хозяйстве пока не делались. Однако назрела необходимость в таких подсчетах. Уже в XVIII в. накопился опыт, в результате которого промышленное разведение экзотов считалось экономически невыгодным [Witzleben, 1783]. Конечно, этот вывод относится только к тем условиям Германии, в которых работал указанный автор.

Аналогичные выводы, однако, можно встретить и в старой лесоводственной литературе России. Считалось, что выгоднее разводить с большой тщательностью отечественные виды деревьев, чем экзоты. Это мотивировалось тем, что комплекс условий (почва, климат) никогда не соответствует природе экзота, вследствие чего меняются свойства древесины, и принималась во внимание дороговизна интродукции [Гильдеман, 1837]. Подобные мнения имеются и у некоторых современных отечественных исследователей и практиков лесного хозяйства.

Наиболее перспективный способ повышения производительности лесов, по-видимому, заключается в создании гаммы сортов основных древесных видов, обладающих различными свойствами,

Уравнение теоретической линии регрессии	Ошибка уравнения	Корни уравнения		Максимум уравнения	$x^0_1 - x^0_2$
		$x^0_1$ с. ш.	$x^0_2$ с. ш.		
6	7	8	9	10	11
$y = -0,92 + 0,038x - 0,00035x^2$	0,02	37,5	69,9	53,7	32,4
$y = -1,35 + 0,058x - 0,00055x^2$	0,04	37,7	71,0	52,9	36,3
$y = -0,54 + 0,026x - 0,00025x^2$	0,03	32,0	73,4	53,0	41,0
$y = -0,39 + 0,016x - 0,00015x^2$	0,01	37,7	68,6	53,1	30,9
$y = -0,81 + 0,033x - 0,00031x^2$	0,02	37,7	69,7	53,7	32,0
$y = -0,67 + 0,028x - 0,00025x^2$	0,02	36,7	72,4	54,6	35,7

в зависимости от специфики применения в народном хозяйстве и конкретных условий произрастания.

В некоторых отраслях хозяйства, однако, выгода фитогеографических перемещений очевидна. Несомненна эффективность интродукции выносливых растений, любых жизненных форм для целей декоративного садоводства, где они обеспечены постоянным уходом, а также некоторых, главным образом однолетних видов и сортов сельскохозяйственных растений. Вместе с тем для экономии средств и времени целесообразно более определенно основывать практику массовой интродукции на теории оптимума и решительно отказываться от беспочвенной теории акклиматизации и переделки природы растений в краткие сроки.

При исследовании многих вопросов в фитогеографии приходится сталкиваться с малой достоверностью данных, а с другой стороны — с недостаточностью методов. При выборе метода биогеографических исследований, к сожалению, иногда принимают во внимание не достоверность и точность метода, а его простоту для исполнения.

### Хронологический оптимум

В главе 2 были рассмотрены в основном фитогеографические аспекты пространственного оптимума. Сезонное изменение экологических условий на одном и том же месте в умеренной зоне вполне аналогично их изменению при перемещении в широтном направлении, поэтому должен существовать также оптимум жизнедеятельности растений и во времени. Как показано ранее, между географической широтой ареала и временем наступления фенофаз у растений существует корреляционная связь.

Можно различать два вида хронологического оптимума — филогенетический и онтогенетический. Под первым имеется в виду расцвет вида, обычно количественный, наступающий после его зарождения и периода нарастания численности, который затем сменяется угасанием и исчезновением данного вида в течение последующих геологических эпох. Из-за недостатка соответствующего фактического материала филогенетический оптимум далее в данной работе не рассматривается.

При ближайшем рассмотрении оптимума онтогенетического цикла оказывается, что необходимо различать по крайней мере следующие оптимумы: прорастания семян, роста вегетативной части, фазы цветения, фазы плодоношения. Для каждой из перечисленных фаз онтогенеза существует свой оптимум сочетания факторов внешней среды ввиду качественного различия фаз. Поэтому при современном состоянии вопроса пока нельзя выделить какой-то один момент или краткий период времени в жизни организма, который можно было бы считать средним оптимумом для своего цикла онтогенеза. Заметим, что возможность существования онтогенетического оптимума не исключается, если будет найден количественный инвариант вышеперечисленных фаз онтоге-

неза. Возможно также выражение онтогенетического оптимума через интенсивность и соотношение фаз онтогенеза: например, отношение продолжительности периода плодоношения к продолжительности периода вегетативного роста или к всей продолжительности жизни может быть весьма различным у одного и того же вида. Если это отношение будет слишком сильно отклоняться от средней нормы в ту или другую сторону, то можно считать, что особь находится в неблагоприятных условиях, т. е. она приблизилась к зоне дискомфорта. Например, многие древесные и травянистые многолетние растения на северной границе ареала и высоко в горах вступают в пору плодоношения с большим запозданием, а на крайнем юге, напротив, начинают плодоносить гораздо раньше, чем в средней полосе.

**Влияние географической широты первичного ареала на время зацветания интродуцентов.** Совпадение времени вегетационного периода, до и после интродукции, является важнейшим условием нормальной жизнедеятельности интродуцента на новом месте, так как, несмотря на ту или иную степень возможных отклонений сроков фенофаз, они в общем довольно постоянны и не могут существенно сдвигаться во времени без вреда для растений.

Значительное число однолетников успевают пройти цикл онтогенеза в вегетационный период умеренных широт при переносе их из субтропиков и даже тропиков. Так как принципиального изменения режима экологических факторов не происходит во время жизненного цикла, то утверждать, что эти однолетники претерпели акклиматизацию, нельзя. Интродуцированные многолетники погибают при несоответствии внешних условий ритму развития растений, но часто не сразу, а постепенно, за ряд лет. При этом у них иногда наблюдаются беспорядочные смещения сроков фенофаз, что не служит признаком акклиматизации, а указывает на патологические изменения в состоянии растений.

Растение при интродукции в пределах зоны адаптации обычно сохраняет те сроки наступления фенофаз, которые присущи ему в своем естественном ареале. У близких видов одного рода, интродуцированных в один пункт, наступление фенофаз, следовательно, должно иметь зависимость от географического распространения этих видов в естественном ареале, что можно показать на следующем примере.

При анализе дат зацветания 36 интродуцированных видов жимолости использовано около 208 фенологических наблюдений, сведенных к 35 средним фенодатам за 9 лет, с 1949 по 1957 г., из них данные с 1949 по 1954 г. были предоставлены Ботаническим садом БИН АН СССР в Ленинграде. В течение следующих вегетационных периодов по 1957 г. автор наблюдал фенологию жимолости в дендрариумах Ботанического института АН СССР, Лесотехнической академии и других посадках города и пригорода Ленинграда.

Ниже представлены среднегодовые даты зацветания в Ленинграде 36 видов жимолости, которые расположены в хронологиче-

ском порядке с указанием средней географической широты центральной части первичных ареалов.

Вид*	Средне-годовая дата зацветания	Средняя широта первичного ареала	Вид*	Средне-годовая дата зацветания	Средняя широта первичного ареала	
<i>Lonicera</i>			<i>latifolia</i>	9.VI	53(49—55)	
<i>edulis</i>	19.7.V	56(50—60)	§ <i>caprifolium</i>	var.	9.VI	44(40—48)
<i>oivae</i>	21.V	37(35—40)	<i>praecox</i>			
<i>alpigena</i>	23.8.V	48(45—50)	<i>neriosa</i>	11.2.VI	40	
<i>involuta</i>	24.2.V	46(31—60)	<i>kesselringi</i>	11.7.VI	42(40—43)	
<i>pallasii</i>	25.2.V	46(40—50)	<i>malinowiczii</i>	14.2.VI	46(40—52)	
<i>italica</i>	26.2.V	54(48—60)	<i>maackii</i>	14.3.VI	45(40—50)	
<i>stenantha</i>	27.V	43(38—48)	<i>caucasica</i>	15.VI	41(40—43)	
<i>stmanni</i>	28.V	40(39—41)	<i>tongipes</i>	16.VI	39	
<i>ledebourii</i>	29.9.V	31(23—40)	<i>karolkovii</i>	17.5.VI	40(39—41)	
<i>glibbiflora</i>	30.7.V	45(40—50)	<i>sachalinensis</i>	19.VI	46(40—52)	
<i>nigra</i>	0.4.VI	48(40—50)	<i>deflexicalyx</i>	19.VI	40	
<i>xylosteum</i>	0.6.VI	56(50—63)	<i>alberti</i>	20.2.VI	39(38—40)	
<i>italica</i> 'Alba'	3.8.VI	53(49—55)	§ <i>flavida</i>	22.5.VI	37(34—40)	
<i>ruprechtiana</i>	4.7.VI	44(38—51)	§ <i>occidentalis</i>	24.VI	42(34—50)	
<i>xylosteum</i>	5.4.VI	56(50—63)	§ <i>prolifera</i>	25.5.VI	41(34—48)	
<i>chamaejas</i>	8.3.VI	50(40—60)	<i>iberica</i>	10.VII	41(40—43)	
<i>dioica</i>	8.VI	45(35—55)	§ <i>periclymenum</i>	24.VII	39(30—48)	
<i>demissa</i>	8.5.VI	44	§ <i>luchsioides</i>	29.VII	30(26—33)	

\* Условные обозначения: § — выющиеся виды (остальные — прямостоячие кустарники).

\*\* В скобках приведены северная и южная границы ареалов.

По этим данным подсчитано, что у выющихся видов (они отмечены знаком §) средняя дата зацветания — 29 июня, у прямостоячих видов — 6 июня, т. е. оказалось, что выющиеся виды зацветают позже, чем виды с прямостоячим кустом. Поскольку лианы из рода жимолость распространены в среднем южнее видов с прямостоячим кустом, предположили о существовании корреляционной зависимости между географической широтой ареалов и временем зацветания видов жимолости в Ленинграде. Для проверки этого предположения был вычислен показатель корреляции рангов по Спирману. Даже без учета влияния вертикальной зональности показатель корреляции равен  $r = -0,469 \pm 0,13$ , что говорит о существовании достоверной зависимости между датой зацветания и средней широтой ареала. Вычисление уравнения параболы способом наименьших квадратов показало, что

$$y = 182,3 - 2,35x + 0,0123x^2,$$

где  $y$  — время зацветания вида жимолости в Ленинграде, в условных днях от 1 марта;  $x$  — средняя географическая широта естественного ареала вида жимолости или широта его конкретного местопроизрастания в природе, в градусах северной широты. Исходные данные в виде эмпирической линии регрессии (2) нанесены на рис. 32, где кривая (1) соответствует приведенному уравнению. Для перевода обычных календарных дат в непрерывный ряд данных, что необходимо для вычислений, можно

Таблица 18. Перевод календарных дат в непрерывный ряд [Зайцев, 1964]

Месяцы и дни											
III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	I	II
1	32	62	93	123	154	185	215	246	276	307	338
2	33	63	94	124	155	186	216	247	277	308	339
3	34	64	95	125	156	187	217	248	278	309	340
4	35	65	96	126	157	188	218	249	279	310	341
5	36	66	97	127	158	189	219	250	280	311	342
6	37	67	98	128	159	190	220	251	281	312	343
7	38	68	99	129	160	191	221	252	282	313	344
8	39	69	100	130	161	192	222	253	283	314	345
9	40	70	101	131	162	193	223	254	284	315	346
10	41	71	102	132	163	194	224	255	285	316	347
11	42	72	103	133	164	195	225	256	286	317	348
12	43	73	104	134	165	196	226	257	287	318	349
13	44	74	105	135	166	197	227	258	288	319	350
14	45	75	106	136	167	198	228	259	289	320	351
15	46	76	107	137	168	199	229	260	290	321	352
16	47	77	108	138	169	200	230	261	291	322	353
17	48	78	109	139	170	201	231	262	292	323	354
18	49	79	110	140	171	202	232	263	293	324	355
19	50	80	111	141	172	203	233	264	294	325	356
20	51	81	112	142	173	204	234	265	295	326	357
21	52	82	113	143	174	205	235	266	296	327	358
22	53	83	114	144	175	206	236	267	297	328	359
23	54	84	115	145	176	207	237	268	298	329	360
24	55	85	116	146	177	208	238	269	299	330	361
25	56	86	117	147	178	209	239	270	300	331	362
26	57	87	118	148	179	210	240	271	301	332	363
27	58	88	119	149	180	211	241	272	302	333	364
28	59	89	120	150	181	212	242	273	303	334	365
29	60	90	121	151	182	213	243	274	304	335	(366)
30	61	91	122	152	183	214	244	275	305	336	—
31	—	92	—	153	184	—	245	—	306	337	—

пользоваться специальными таблицами Ф. Шнелле [Schnelle, 1955]. Однако эти таблицы имеют то неудобство, что начинаются с 1 января. Поэтому приходится пользоваться двумя таблицами — для обычных и високосных лет, что значительно усложняет подготовку данных. Здесь мы использовали свою табл. 18 для подготовки фенологических данных к биометрической обработке, в которой отсчет дней начинается с 1 марта (применительно к вегетационному периоду умеренной зоны). Благодаря этому отпадает надобность в специальной таблице для високосных лет, так как 29 февраля является числом, которым заканчивается табл. 18. Кроме того, условные числа из табл. 18 по величине меньше по сравнению с числами из таблиц Шнелле, что существенно облегчает расчеты. При подготовке данных для вычисления коэффициентов последнего уравнения значения средней широты ареалов у горных видов *L. olgae* и *L. alpigena* даны с поправкой на вертикальную зональность.

Как видно по значению коэффициента корреляции и по рис. 32, время зацветания видов жимолости в Ленинграде связано с их географическим происхождением, причем так называемых акклиматизационных сдвигов фенофаз на приведенном материале обнаружить не удалось. Если такие сдвиги и существовали бы, вряд ли они были бы заметными на фоне вековых колебаний климата, от которых и зависят колебания фенофаз за большие периоды времени. Так, например, в середине прошлого века позже, чем

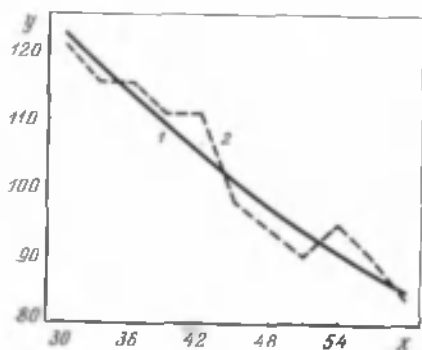


Рис. 32. Эмпирическая (2) и теоретическая ( $y' = 182,3 - 2,35x + 0,0123x^2$ ) (1) линии зависимости дат зацветания видов жимолости в днях с 1 марта (y) от северной широты в градусах их первичных ареалов (x)

в середине XX в., зацветали: *L. tatarica* (на 10 дней), *L. gibbiflora* (на 14 дней), *L. nigra* (на 12 дней), *L. carpiifolium* (на 15 дней) [Гердер, 1872]; в среднем современные фенофазы наступают у этих видов раньше на 12,7 дня. Это соответствует данным о потеплении климата в Ленинграде [Покровская, 1957].

Фенофазы травянистого многолетника — золотарника обыкновенного также проходят в Москве раньше, если растения были собраны выше в горах или севернее [Евтюхова, 1959]. К. Линссер (Linsser, 1867) отмечал, что растение, выращенное на севере и перенесенное на юг (или из гор в долину), опережает в развитии южные растения, а южное растение, перенесенное на север (или из долины в горы), отстает от северных.

Вычисленная по приведенным данным (см. с. 126) средняя дата зацветания видов жимолости в Ленинграде — 10 июня, что наиболее близко соответствует дате зацветания отечественного вида *L. tatarica*, которая в данных условиях является фенологически типичной для рода жимолость. В соответствии со средними фенодатами для вьющихся видов — 29 июня, а прямостоячих — 6 июня, фенологически типичными для подрода *Lonicera* является *L. prolifera* (Северная Америка), а для подрода *Chamaecerasus* — *L. chamissoi* (Дальний Восток).

**Хронологический оптимум фенофаз травянистых многолетников.** Объединять такие крупные категории растительного мира, как жизненные формы, возможно лишь по очень ограниченному числу признаков. Например, у травянистых многолетников такими признаками могут быть средняя высота и продолжительность



жизни у входящих сюда видов. Фенологические признаки существенно расширяют набор объединяющих признаков жизненной формы, хотя они не дают пока возможности надежно различить одну жизненную форму от другой по их фенологии; по крайней мере такая задача еще не ставилась. Рассматривая травянистые многолетники в целом как одну статистическую совокупность, которая в биологическом смысле есть соответствующий тип жизненной формы, обладающий некоторой общностью экологических свойств и филогенетических связей входящих в него видов, можно построить вариационные ряды распределения средних фенодат видов по их фенофазам и вычислить статистики их распределений. Средняя арифметическая в этом случае будет означать типичную для травянистых многолетников дату наступления некоторой фенофазы, а виды, чьи средние фенодаты наиболее близки к общей средней, будут находиться в оптимальных условиях для реализации соответствующей фенофазы, так как основной признак оптимума — это наименьшее отклонение от типичного. Иначе говоря, все виды проходят некоторую фенофазу в свой оптимальный срок, который для отдельного вида является компромиссом между наследственными требованиями вида и теми условиями, которые может представить данный сезон в определенной местности; чем чаще этот срок будет повторяться при наступлении фенофазы у видов в совокупности многолетников, тем, очевидно, более этот срок будет удовлетворять в целом жизненную форму в отношении синхронных экологических условий, откуда и вытекает применяемое в данном случае правило нахождения оптимума по средней арифметической. Следовательно, у видов травянистых многолетников, фенофазы которых реализуются в наиболее оптимальных условиях, связанных с определенными датами, среднегодовые фенодаты будут совпадать со средней арифметической для соответствующей фенофазы в целом по совокупности видов травянистых многолетников. Фенологические наблюдения за 1384 видами и сортами интродуцированных травянистых многолетников, зимостойких в открытом грунте г. Москвы, на данных которых здесь приводится пример нахождения хронологического оптимума жизненной формы, проводились 21 год, с 1949 по 1970 г. в отделе цветоводства Главного ботанического сада АН СССР. Первичная статистическая обработка полученных 145 320 фенодат ( $= 1384 \text{ вида} \times 5 \text{ фенофаз} \times 21 \text{ год}$ ) была выполнена с помощью ЭВМ Проминь-М, на которой вычисляли по каждому виду следующие показатели: среднюю арифметическую, дисперсию, среднее квадратическое отклонение, ошибку средней арифметической и коэффициент вариации с точностью до 5 значащих цифр. Фенофазы, данные по которым были обработаны, перечислены в заголовке табл. 19 вместе с их обозначениями ( $x, y, z, s, u$ ), которые далее (табл. 20—24) используются лишь в пределах этого раздела. В табл. 20—24 приведены частоты рядов распределений изучаемых фенофаз, в табл. 25 — минимальные и максимальные варианты этих рядов, т. е. самые

Таблица 19. Статистические показатели фенофаз травянистых многолетников в Москве

Статистические показатели	Начало отрастания, x	Начало цветения, y	Конец цветения, z	Созревание семян, z	Продолжительность цветения, дни, z
Средняя арифметическая*	22. IV 53,357	22. VI 114,28	28. VII 149,91	13. VIII 166,30	— 37,213
Дисперсия	45,3	1174,9	1577,5	1063,8	295,12
Сигма	6,73	34,277	39,718	32,616	17,179
Ошибка средней	0,18	0,921	1,08	0,947	0,467
Коэффициент вариации, %	12,6	30,0	26,5	19,6	46,2
Коэффициент асимметрии	1,42	0,475	0,201	-0,0304	1,94
Показатель эксцесса	6,13	0,169	-0,671	-0,771	5,57
Число видов и сортов	1383	1384	1355	1186	1351

\* Средние фенодаты указаны по календарю (раннее число) и в днях от 1 марта (позднее число) по табл. 18.

Таблица 20. Распределение видов и сортов травянистых многолетников по началу отрастания их надземной части (x) в Москве

Дни от 1 марта		Эмпирическое распределение		Нормальное распределение	
границы класса	средняя класса	частота	частость, % от объема выборки N	частота	кумулятивный ряд
30—34	32,5	5	0,362	4	4
35—39	37,5	14	1,01	27	31
40—44	42,5	53	3,83	114	145
45—49	47,5	298	21,54	279	424
50—54	52,5	594	43,0	400	824
55—59	57,5	262	18,9	336	1160
60—64	62,5	102	7,38	166	1326
65—69	67,5	26	1,88	48	1374
70—74	72,5	8	0,579	8	1382
75—79	77,5	10	0,723	1	1383
80—84	82,5	5	0,362	0	1383
85—89	87,5	1	0,072	0	1383
90—94	92,5	5	0,362	0	1383
$c=5$	$k=13$	$N=1383$	100,0	1383	—

Таблица 21. Распределение видов и сортов травянистых многолетников по началу цветения (у) в Москве

Дни от 1 марта		Эмпирическое распределение		Нормальное распределение	
границы класса	средняя класса	частота	частость, % от объема выборки <i>N</i>	частота	кумулятивный ряд
30—49	40	7	0,506	31	31
50—69	60	129	9,32	92	123
70—89	80	199	14,38	195	318
90—109	100	315	22,76	296	614
110—129	120	319	23,05	318	932
130—149	140	248	17,92	243	1175
150—169	160	75	5,42	133	1308
170—189	180	39	2,82	52	1360
190—209	200	49	3,54	14	1374
210—229	220	3	0,217	3	1377
230—249	240	1	0,072	1	1378
<i>c</i> =20	<i>k</i> =11	<i>N</i> =1384	100,0	1378	—

Таблица 22. Распределение видов и сортов травянистых многолетников по датам конца цветения (z) в Москве

Дни от 1 марта		Эмпирическое распределение		Нормальное распределение	
границы класса	средняя класса	частота	частость, % от объема выборки <i>N</i>	частота	кумулятивный ряд
40—59	50	1	0,074	12	12
60—79	70	26	1,92	36	48
80—99	90	110	8,12	88	136
100—119	110	206	15,2	164	300
120—139	130	245	18,08	240	540
140—159	150	231	17,05	272	812
160—179	170	236	16,42	240	1052
180—199	190	113	8,34	164	1216
200—219	210	122	9,00	87	1303
220—239	230	63	4,65	36	1339
240—259	250	2	0,148	12	1351
<i>c</i> =20	<i>k</i> =11	<i>N</i> =1355	100,0	1351	—

Таблица 23. Распределение видов и сортов травянистых многолетников по датам созревания семян (s) в Москве

Дни от 1 марта		Эмпирическое распределение		Нормальное распределение	
границы класса	средняя класса	частота	частость, % от объема выборки <i>N</i>	частота	кумулятивный ряд
75—89	82,5	4	0,337	8	8
90—104	97,5	23	1,94	24	32
105—119	112,5	68	5,73	56	88
120—134	127,5	116	9,78	107	195
135—149	142,5	186	15,68	167	362
150—164	157,5	189	15,94	210	572
165—179	172,5	202	17,04	214	786

Дни от 1 марта		Эмпирическое распределение		Нормальное распределение	
границы класса	средняя класса	частота	частоты, % от объема выборки $N$	частота	кумулятивный ряд
180—194	187,5	119	10,03	176	962
195—209	202,5	139	11,7	118	1080
210—224	217,5	127	10,71	64	1144
225—239	232,5	13	1,096	28	1172
$c=15$	$k=11$	$N=1186$	100,0	1172	—

ранние и поздние сроки наступления фенофаз у травянистых многолетников. Средние арифметические из табл. 19 являются типичными значениями и применяются также для нахождения оптимальных видов.

Например, средняя арифметическая фенофазы — начало отрастания ( $x$ ) — равна 22.IV; из массива статистических показателей выписываем все виды, средняя дата начала отрастания у которых также 22.IV (*Vinca herbacea* и др.), далее выписываем все виды, у которых средняя дата начала цветения ( $y$ ) соответствует общей средней из табл. 19, т. е. 22.VI, например *Tradescantia virginiana*, и так же по остальным фенофазам.

Степень концентрации частот в рядах распределения фенофаз существенно различна, поэтому оказывается, что при одинаковом интервале — один день число типичных видов по каждой фенофазе будет весьма различным. Больше всего их (123 вида и сорта) при указанном способе выборки — по фенофазе  $x$ , ряд распределения у которой выделяется своей высокой концентра-

Таблица 24. Распределение видов и сортов травянистых многолетников по продолжительности цветения в днях ( $n$ ) в Москве

Дни от 1 марта		Эмпирическое распределение		Нормальное распределение	
границы класса	средняя класса	частота	частоты, % от объема выборки $N$	частота	кумулятивный ряд
0—9	5	4	0,296	54	54
10—19	15	78	5,77	136	190
20—29	25	432	31,98	244	434
30—39	35	445	32,94	312	746
40—49	45	170	12,58	283	1029
50—59	55	104	7,70	184	1213
60—69	65	56	4,14	85	1298
70—79	75	20	1,48	28	1326
80—89	85	13	0,962	7	1333
90—99	95	13	0,962	1	1334
100—109	105	5	0,370	1	1334
110—119	115	5	0,370	0	1334
120—129	125	5	0,370	0	1334
130—139	135	1	0,074	0	1334
$c=10$	$k=14$	$N=1351$	100,0	1334	—

Таблица 25. Крайние и оптимальные сроки наступления фенотаз у травянистых многолетников в Москве по средним данным (календарные даты, в скобках — в днях от 1 марта)

Фенофаза	Начало	Х <sub>р</sub> (начало и в среднем оптимум (М±σ))	Конец
Начало отрастания	1. IV (32) <i>Lupinus polyphyllus</i> Lindl. 'Belfort'	16. III—29. IV	1. VI (93) <i>Quamoclit lobata</i> (Flav. et Lex.) House
Начало цветения	6. IV (37) <i>Cyclamen abchasicum</i> (Medw.) Kolak.	19. V—27. VII	22. X (236) <i>Aster novi-belgii</i> L. 'Blandie'
Конец цветения	26. IV (57) <i>Cyclamen abchasicum</i> (Medw.) Kolak.	18. VI—6. IX	26. X (240) <i>Aster novi-belgii</i> L. 'Eventide'
Созревание семян	25. V (86) <i>Viola cornuta</i> L.	12. VII—15. IX	18. X (232) <i>Arter novi-belgii</i> L. 'Ruth Ballard'
Продолжительность цветения	6 <i>Paeonia caucasica</i> (Schlpcz.) Schlpcz.	20—54	134 <i>Viola cornuta</i> L.

цией частот, и менее всего типичных видов (11) по фенофазе — начало цветения ( $y$ ), ряд распределения которой отличается низкой концентрацией частот на единицу оси абсцисс (рис. 33, 1, 2). Чтобы сделать фенофазы сравнимыми по концентрации частот, по каждой из них вычислены показатели концентрации рядов распределений, а затем уравниены по этому признаку.

Показатель концентрации частот вычислен по формуле

$$K = \frac{N}{X_{\text{макс}} - X_{\text{мин}}}$$

где  $K$  — показатель концентрации частот,  $N$  — объем совокупности,  $X_{\text{мин}}$ ,  $X_{\text{макс}}$  — минимальная и максимальная варианты (см. табл. 25).

В процентном выражении показатель концентрации равен

$$K = \frac{100}{X_{\text{макс}} - X_{\text{мин}}} \%$$

В табл. 26 приведены показатели концентрации частот, вычисленные по этим формулам. При сравнении рядов по концентрации частот можно пользоваться первой формулой лишь тогда, когда варианты по своей размерности качественно одинаковы, например в нашем случае во всех рядах варианты измеряются в днях. Во всех других случаях лучше пользоваться показателем по второй формуле. Величина обоих показателей сильно зависит от крайних вариант ряда, поэтому важно проверить последние на принадлежность их к артефактам. Предлагаемый показатель концентрации фенодат прост при вычислении и характеризует сразу

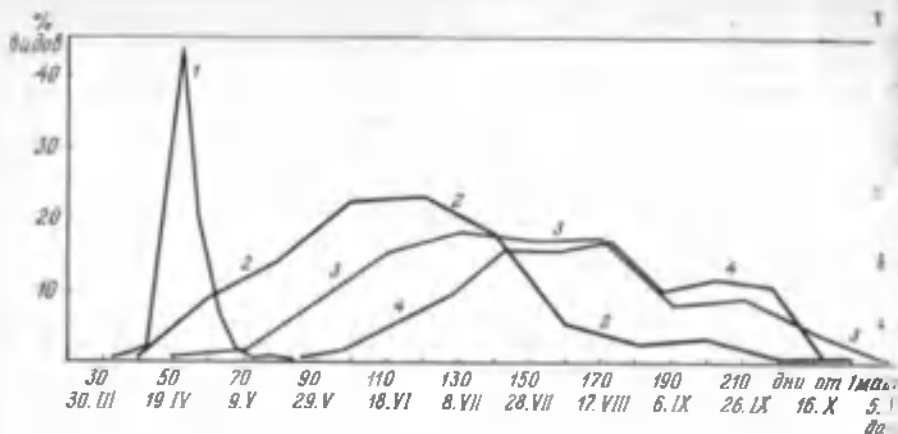


Рис. 33. Динамика наступления фенофаз 1354 видов и сортов травянистых многолетников в Москве

1 — начало отцветания, 2 — начало цветения, 3 — конец цветения, 4 — созревание семян; по оси ординат — процент видов и сортов, по оси абсцисс — дни от 1 марта в календарные даты

весь ряд по концентрации частот, что можно считать его положительными особенностями. Ряды распределения приводятся к одинаковой концентрации путем вычисления интервала, в котором для сравниваемого ряда должно оказаться примерно то же число видов, что и в первом ряду:

$$J_2 = \frac{J_1 K_1}{K_2}$$

где  $J_1$  — заданный односторонний интервал средней арифметической для первого ряда;  $J_2$  — определяемый односторонний интервал средней для второго ряда, приводимого по концентрации к первому ряду,  $K_1$ ,  $K_2$  — показатели концентрации первого и второго рядов. Установим определенное число видов, которые желательно выбрать в качестве оптимальных или типичных, т. е. средние фенодаты которых наиболее близки к общим для многолетников средним по соответствующим фенофазам. Требуемое число видов, например 10, должен обеспечить интервал определен-

ной величины, который можно найти по формуле  $J_{10} = M \pm \frac{5c}{f_m}$ ,

где  $J_{10}$  — интервал, в котором должно находиться 10 видов (или любых других вариантов),  $M$  — средняя арифметическая данного взвешенного ряда,  $c$  — интервал в классах распределения,  $f_m$  — частота модального класса, т. е. наибольшая частота ряда. Если требуется получить интервал для другого числа вариантов, то вместо 5 в числителе последней формулы следует подставить половину желаемого числа вариантов. По фенофазе  $x$ , как показывает

Таблица 26. Показатели концентрации рядов распределений фенодат типичных многолетников

Фенофаза	$K$	$K, \%$
— начало отрастания	$K_x = \frac{1383}{93-32} = 22,67$	$K_x = \frac{100}{93-32} = 1,64$
у — начало цветения	$K_y = \frac{1384}{236-37} = 6,95$	$K_y = \frac{100}{236-37} = 0,50$
z — конец цветения	$K_z = \frac{1355}{240-57} = 7,40$	$K_z = \frac{100}{240-57} = 0,55$
з — созревание семян	$K_s = \frac{1186}{232-86} = 8,12$	$K_s = \frac{100}{232-86} = 0,68$
и — период цветения	$K_u = \frac{1351}{134-6} = 10,55$	$K_u = \frac{100}{134-6} = 0,78$

расчет, такое число видов должен обеспечить интервал

$$J_{10} = 53,4 \pm \frac{5-5}{594} = 53,4 \pm 0,05 \text{ дня (с округлением: } 0,04 \approx 0,05).$$

Вычислим по предыдущей формуле для ряда  $y$  полуинтервал, в котором должно быть примерно то же число видов, что и в первом полуинтервале  $\pm 0,05$ , принятом для ряда  $x$ :

$$J_y = \frac{0,05 \cdot 22,67}{6,95} = \frac{1,1335}{6,95} = \pm 0,163 \text{ дня.}$$

Ряд  $x$  обладает наибольшей концентрацией частот (табл. 26), поэтому приведем все ряды по интервалу к одинаковой с ним концентрации. Полуинтервалы, уравнивающие концентрации для остальных трех фенофаз, следующие:

$$J_z = \frac{1,1335}{7,40} = \pm 0,153; \quad J_s = \frac{1,1335}{8,12} = \pm 0,140;$$

$$J_u = \frac{1,1335}{10,55} = \pm 0,107.$$

Виды, отобранные из нашей совокупности многолетников в пределах последних вычисленных интервалов, перечислены в табл. 27, в ней звездочками отмечены те средние фенодаты, по которым виды попадают в заданный интервал типичности. Средние арифметические, численные границы интервалов и другие данные приведены в конце табл. 27. В пределах сравнительно узкого интервала в качестве наиболее типичных для Москвы по своим фенодатам выделилось 36 видов. Интересно, что у каждого из перечисленных видов, как правило, только одна фенофаза попадает в интервал типичности или нормы. Из этого, в частности, следует, что каждая из рассмотренных фенофаз у отдель-

ного вида требует существенно разных условий среды для своей реализации.

По принципу минимизации суммы отклонений от сред может быть найден также один вид, наиболее типичный для данной жизненной формы, фенолаты которого наиболее близки к соответствующим средним некоторого набора фенофаз. С этой целью по данным, приведенным в табл. 27 для каждого вида была вычислена средняя сумма нормированных отклонений по формуле

$$\Phi = \frac{1}{n} \cdot \sum_{i=1}^n \left| \frac{a_i - M_i}{\sigma_i} \right|,$$

где  $\Phi$  — показатель фенологической атипичности;  $a$  — фенолаты;  $M$ ,  $\sigma$  — средние арифметические и средние квадратические отклонения по фенофазам;  $i$  — порядковый номер фенофазы;  $n$  — число средних, или соответственно фенофаз.

Формула для вычисления  $\Phi$  была получена следующим образом. Если взять просто отклонения фенолат от средних:  $a - M$ , то они, являясь абсолютными числами, будут несравнимыми, и их нельзя суммировать с целью нахождения минимальной суммы. Поэтому необходимо нормировать отклонения, выразив их в долях соответствующего среднего квадратического отклонения. По этой формуле вычисляется среднее отклонение ( $\Phi$ ) из расчета на одну фенофазу, без учета знака отклонения, что обозначается в формуле скобками.

Показатель  $\Phi$  отражает степень отклонения от некоторой нормы, его абсолютная величина возрастает по мере увеличения степени отклонения, именно поэтому его следует называть показателем атипичности. Вычисляя сумму отклонений с учетом их знаков, получим второй показатель фенологической атипичности, или аномальности, который можно применять тогда, когда желательно учитывать знаки отклонений:

$$\Phi_1 = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \frac{a_i - M_i}{\sigma_i},$$

где обозначения те же, что и в предыдущей формуле.

Приведем пример вычисления показателя  $\Phi$ . В табл. 19 по каждой фенофазе даны их средние арифметические 53,357; 114,28 и т. д. и квадратические отклонения (сигмы): 6,73 и т. д.

Показатель  $\Phi$  для вида *Asinos alpinus* будет равен:

$$\Phi = \frac{1}{5} \left( \left| \frac{52,287 - 53,357}{6,73} \right| + \left| \frac{104,57 - 114,28}{34,277} \right| + \left| \frac{149,86 - 149,91}{39,718} \right| + \left| \frac{145,4 - 166,30}{32,616} \right| + \left| \frac{45,287 - 37,213}{17,179} \right| \right) = 0,311.$$



Показатель  $\Phi$ , (с учетом знаков отклонений) для этого же вида равен  $-0,123$ . Таким же образом вычислены показатели  $\Phi$  и  $\Phi_1$  по всем 36 видам, приведенным в табл. 27. Минимальной величиной  $\Phi$  (приведена в скобках) оказалась у следующих 5 видов: *Chamaenerion angustifolium* 'Alba' (0,101), *Hemerocallis thunbergii* (0,152), *Thymus marschallianus* (0,173), *Potentilla atrosanguinea* (0,188), *Delphinium x cultorum* 'Валя' (0,192). Наименьшая величина  $\Phi$  у Иван-чая, широко распространенного индигенного вида, который и можно считать наиболее типичным по фенологии из травянистых многолетников в Москве. Лилейник Тунберга в природе встречается на Курильских островах (о. Кунашир), в Японии (о. Хонсю) и, по-видимому, на Корейском полуострове. На третьем месте по степени атипичности находятся также широко распространенный в СССР чабрец Маршала. Лапчатка темно-красная в диком виде растет в Гималаях. Сорт дельфиниума 'Валя' был получен в средней полосе СССР. Таким образом, экологические условия в естественном ареале у перечисленных видов могут быть близкими к таковым в Москве и могут вызвать у них примерно синхронный ход фенофаз по отношению к первичному ареалу. Если принимать во внимание лишь общий ход фенофаз, когда отставание от нормы в одной фенофазе компенсируется более ранним наступлением другой, то более подходящим для оценки вида в этом смысле будет компенсирующий показатель аномальности  $\Phi_1$ . Из видов табл. 27 величина показателя  $\Phi_1$  минимальной оказалась у *Chamaenerion angustifolium* 'Alba' (0,0103), *Delphinium cultorum* 'Kuhleborn' (0,0483), *Hemerocallis thunbergii* ( $-0,0574$ ), *Delphinium cultorum* 'Валя' ( $-0,0581$ ), *Veronica spicata* 'Blauer Peter' (0,0948). Три вида из последней выборки совпадают с таковыми из предыдущей выборки, составленной при помощи показателя  $\Phi$ . По отдельным фенофазам наиболее типичными оказались фенодаты следующих видов (в скобках приведена величина  $\Phi_1$ ): начало отрастания — *Solidago cutleri* 'Robusta' (0,00104), начало цветения — *Clematis integrifolia* ( $-0,000875$ ), *Hemerocallis x hybrida* 'Apricot' (0,000875), конец цветения — *Acinos alpinus* ( $-0,00126$ ), созревание семян — *Asparagus verticillatus* (0,00092), *Athamalia turbith* (0,00092), *Delphinium cultorum* 'Тейша' (0,00092), период цветения — *Primula elatior* 'Alba' (0,000116).

Выборка из 36 типичных или оптимальных видов, перечисленных в табл. 27, конечно, неполная, она составлена лишь для выявления наиболее типичного по фенологии вида травянистых многолетников в Москве и для изучения некоторых свойств подобных видов.

Для того чтобы выделить совокупность типичных для жизненной формы или оптимальных видов полностью, необходимо определить границу типичных и нетипичных вариантов ряда распределения. Существование такой границы определяется тем, что малочастотные, большей частью крайние варианты любых вариационных рядов, нельзя считать типичными для данного

Таблица 27. Среднегодовые фенодаты видов, наступление фенофаз у которых наиболее типично для жизненной формы травянистых многолетников в Москве (в числителе — средние фенодаты в днях от 1 марта, в знаменателе — нормированные отклонения)

Вид	Начало отрастания (x)	Начало цветения (y)	Конец цветения (z)	Созревание семян (s)	Продолжительность цветения (w)	$\frac{\phi}{\phi_1}$
1	2	3	4	5	6	7
<i>Acinos alpinus</i>	$\frac{52,287}{-0,159}$	$\frac{104,57}{-0,283}$	$\frac{149,86^*}{-0,00126}$	$\frac{145,4}{-0,641}$	$\frac{45,287}{0,47}$	$\frac{0,311}{-0,123}$
<i>Aconitum napellus</i> 'Roseum'	$\frac{51,858}{-0,223}$	$\frac{126,43}{0,354}$	$\frac{163,72}{0,348}$	$\frac{192}{0,788}$	$\frac{37,287^*}{0,00431}$	$\frac{0,343}{0,254}$
<i>Asparagus verticillatus</i>	$\frac{54}{0,0955}$	$\frac{97,332}{-0,495}$	$\frac{127,33}{-0,568}$	$\frac{166,33^*}{0,00092}$	$\frac{30}{-0,42}$	$\frac{0,316}{-0,277}$
<i>Athamantha turbit</i>	$\frac{52}{-0,202}$	$\frac{112,29}{-0,058}$	$\frac{161,4}{0,289}$	$\frac{166,33^*}{0,00092}$	$\frac{55,8}{1,08}$	$\frac{0,326}{0,222}$
<i>Boltonia asteroides</i> var. <i>latisquama</i>	$\frac{53,375^*}{0,00267}$	$\frac{159,88}{1,33}$	$\frac{214}{1,61}$	$\frac{210,6}{4,36}$	$\frac{50,001}{0,744}$	$\frac{1,01}{1,01}$
<i>Calystegia daburica</i>	$\frac{55,25}{0,281}$	$\frac{98}{-0,475}$	$\frac{194,25}{1,12}$	$\frac{166,25^*}{-0,00153}$	$\frac{96,25}{3,44}$	$\frac{1,06}{0,872}$
<i>Chamaenerion angustifolium</i> 'Alba'	$\frac{53,666}{0,0459}$	$\frac{116,67}{0,0697}$	$\frac{150^*}{0,00227}$	$\frac{171,5}{0,159}$	$\frac{33,333}{-0,226}$	$\frac{0,101}{0,0103}$
<i>Clematis integrifolia</i>	$\frac{63}{1,43}$	$\frac{114,25^*}{-0,000875}$	$\frac{167,33}{0,439}$	$\frac{175}{0,267}$	$\frac{54}{0,977}$	$\frac{0,623}{0,623}$
<i>Delphinium</i> × <i>cultorum</i> 'Валя'	$\frac{52,909}{-0,0666}$	$\frac{122,4}{0,237}$	$\frac{149,78^*}{-0,00327}$	$\frac{169,5}{0,0981}$	$\frac{27,666}{-0,556}$	$\frac{0,192}{-0,0581}$

<i>Delphinium</i> × <i>cultorum</i> 'Гейша'	$\frac{43,333}{-1,49}$	$\frac{120}{0,167}$	$\frac{162}{0,304}$	$\frac{166,33^*}{0,00092}$	$\frac{42}{0,279}$	$\frac{0,448}{-0,148}$
<i>Delphinium</i> × <i>cultorum</i> 'Kuhleborn'	$\frac{59}{0,868}$	$\frac{132}{0,517}$	$\frac{150^*}{0,00227}$	$\frac{173}{0,205}$	$\frac{14}{-1,35}$	$\frac{0,589}{0,0483}$
<i>Delphinium</i> × <i>cultorum</i> 'Павлово-Посадский'	$\frac{59}{0,868}$	$\frac{125,67}{0,332}$	$\frac{150^*}{0,00227}$	$\frac{172,33}{0,185}$	$\frac{35}{-0,129}$	$\frac{0,303}{0,252}$
<i>Eremurus algae</i>	$\frac{48,668}{-0,697}$	$\frac{102,84}{-0,334}$	$\frac{135,5}{-0,363}$	$\frac{166,17^*}{-0,00399}$	$\frac{32,667}{-0,265}$	$\frac{0,332}{-0,332}$
<i>Hemerocallis</i> × <i>hybrida</i> 'Apricot'	$\frac{46,889}{-0,961}$	$\frac{114,31^*}{0,000875}$	$\frac{142,07}{-0,197}$	$\frac{162,75}{-0,109}$	$\frac{31,715}{-0,32}$	$\frac{0,318}{-0,318}$
<i>Hemerocallis</i> × <i>hybrida</i> 'Hyperion'	$\frac{48,942}{-0,656}$	$\frac{140,14}{0,754}$	$\frac{176,23}{0,663}$	$\frac{208,67}{1,3}$	$\frac{37,231^*}{0,00105}$	$\frac{0,675}{0,412}$
<i>Hemerocallis thunbergii</i>	$\frac{50,765}{-0,385}$	$\frac{120}{0,167}$	$\frac{152,69}{0,07}$	$\frac{161,88}{-0,135}$	$\frac{37,154^*}{-0,00343}$	$\frac{0,152}{-0,0574}$
<i>Heuchera sanguinea</i> 'Nuntmann'	$\frac{52,462}{-0,132}$	$\frac{107,42}{-0,2}$	$\frac{167,55}{0,444}$	$\frac{166,44^*}{0,00429}$	$\frac{58,888}{1,26}$	$\frac{0,409}{0,275}$
<i>Heuchera sanguinea</i> 'Rosa'	$\frac{53,333^*}{-0,00357}$	$\frac{110,09}{-0,122}$	$\frac{167,89}{0,453}$	$\frac{165,58}{-0,0221}$	$\frac{57,111}{1,16}$	$\frac{0,352}{0,293}$
<i>Leontopodium alpinum</i>	$\frac{53,333^*}{-0,00357}$	$\frac{107,22}{-0,206}$	$\frac{136}{-0,35}$	$\frac{142,22}{-0,738}$	$\frac{28,778}{-0,491}$	$\frac{0,358}{-0,358}$
<i>Melica altissima</i>	$\frac{53,333^*}{-0,00357}$	$\frac{78,666}{-1,04}$	$\frac{108,5}{-1,04}$	$\frac{108,5}{-1,77}$	$\frac{31}{-0,362}$	$\frac{0,844}{-0,844}$

\* Отмечены виды, попадающие по данным фенофазам в заданный (для 10 видов) интервал точности.

Вид	Начало отра- сташи (x)	Начало цветения (y)
1	2	3
<i>Melica nutans</i>	53,333* —0,00357	77,5 —1,07
<i>Polygonum bistorta</i>	49,666 —0,548	83,11 —0,909
<i>Potentilla atrosanguinea</i>	50,538 —0,419	118,07 0,111
<i>Primula elatior</i> 'Alba'	46,786 —0,976	65,429 —1,43
101 <i>Primula japonica</i> 'Atropurpurea'	53,334* —0,00342	100,67 —0,397
<i>Pulsatilla montana</i>	53,333* —0,00357	71 —1,26
<i>Rudbeckia laciniata</i>	53,333* —0,00357	146,67 0,945
<i>Saxifraga rotundifolia</i>	58,4* 0,00639	85,9 —0,828
<i>Solidago cutleri</i> 'Robusta'	53,364* 0,00104	167,36 1,55
<i>Solidago pyramidalis</i>	50,5 —0,424	178,6 1,88

Окончание табл. 27

Количество цветков (2)	Среднее число семян (3)	Продолжитель- ность цветения (4)	$\frac{\phi}{\phi_1}$
4	5	6	7
108,5 —1,04	108,5 —1,77	31 —0,362	0,851 —0,851
119,29 —0,771	159,8 —0,199	37,287* 0,00431	0,486 —0,485
148,67 —0,0312	154,13 —0,373	37,111* —0,00594	0,188 —0,144
102,64 —1,19	150,55 —0,483	37,215* 0,000116	0,815 —0,815
154,67 0,12	182 0,481	54,001 0,977	0,396 0,236
93,625 1,42	124,4 —1,28	22,625 —0,849	0,963 —0,963
199,33 1,24	209 1,31	52,666 0,899	0,88 0,879
116,2 —0,849	138,63 0,848	30,3 —0,402	0,587 —0,584
202 1,31	215,8 1,52	41,125 0,228	0,921 0,921
212,13 1,57	228 1,89	37,125* —0,00512	1,15 0,981

<i>Thermopsis lupinoides</i>	44,333 -1,34
<i>Thymus marschallianus</i>	52,625 -0,109
<i>Tradescantia virginiana</i> 'Rubra'	55,295 0,288
<i>Tradescantia virginiana</i> 'Sanguinea'	55,236 0,279
<i>Veronica spicata</i> 'Blauer Peter'	51,615 -0,259
<i>Veronica spuria</i>	53,4° 0,00639
141 Число видов в заданном (10 видов) интервале типичности	11
Верхняя и нижняя границы ( $M \pm J$ ) заданного интервала типичности	53,407 53,307
Величина $1/2$ заданного интервала типичности, дни	0,05
Верхняя и нижняя границы сигмаль- ного интервала типичности $M \pm \sigma$	60,087 46,627
Число видов в сигмальном интервале типичности	940

<u>114,33*</u> 0,00146	<u>142,33</u> -0,191	<u>171</u> 0,144	<u>28</u> -0,536	<u>0,443</u> -0,384
<u>113</u> -0,0373	<u>150*</u> 0,00227	<u>189,29</u> 0,705	<u>37</u> -0,0124	<u>0,173</u> 0,11
<u>114,38*</u> 0,00292	<u>201,18</u> 1,29	<u>189</u> 0,696	<u>86,818</u> 2,89	<u>1,03</u> 1,03
<u>114,44*</u> 0,00467	<u>201,18</u> 1,29	<u>184,5</u> 0,558	<u>87</u> 2,90	<u>1,01</u> 1,01
<u>111</u> -0,0957	<u>148,6</u> -0,033	<u>194,43</u> 0,862	<u>37,2*</u> -0,000757	<u>0,25</u> 0,0948
<u>123,67</u> 0,274	<u>164</u> 0,355	<u>198,5</u> 0,987	<u>41,429</u> 0,245	<u>0,373</u> 0,373
5	6	6	8	Всего 36 видов
114,443 114,117	150,063 149,757	166,44 166,14	37,320 37,106	
0,163	0,153	0,140	0,107	
148,557 80,003	189,628 110,192	198,918 133,684	54,923 20,034	
920	910	800	910	

явления и, напротив, варианты модального класса не могут считаться нетипичными, т. е. редко встречающимися. Отсюда ясно, что граница между типичным и нетипичным может быть интерпретирована в понятиях теории вероятности и, следовательно, можно найти ее аналитическое выражение. Очевидно также, что граница между типичным и нетипичным должна найти свое отражение и на ходе кривой, огибающей график частот вариационного ряда. Особенно в этом случае следовало бы обратить

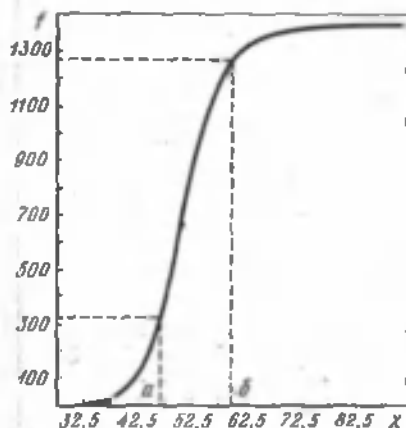


Рис. 34. Определение числа видов, находящихся в интервале  $M \pm \sigma$ , между точками  $a$  и  $b$  при помощи кумуляты:

По оси  $x$  — даты начала отрастания травянистых многолетних, по оси  $y$  — число видов и сортов

внимание на точки перегиба кривой, которые, как известно, являются чуткими показателями того, что при данных значениях наступает переход от одного состояния признака к некоторому, хотя и сугубо смежному, но качественно несколько иному его состоянию [Зайцев, 1964]. Рассматривая нормальное, как наиболее общее из известных типов распределений, видим, что график его кривой между ее вершиной и любым краем имеет лишь одну точку перегиба, находящуюся всегда на расстоянии  $\sigma$  от значения средней арифметической. Среднее квадратическое отклонение именно как средняя величина отклонений по своему смыслу есть граница типичных и нетипичных вариант, так как указывает тот средний уровень варьирования,

за пределами которого варианты постепенно становятся нетипичными для данного явления.

Следовательно, такое значительное изменение признака, как переход от типичных его значений к нетипичным, может начаться только при значении  $\sigma = 1$ , соответствующем этой точке перегиба. Пользуясь таким критерием, найдем абсциссы точек перегиба кривых нормального распределения частот пяти фенофаз многолетних, для чего среднюю арифметическую по каждой фенофазе уменьшим и увеличим на величину соответствующего среднего квадратического отклонения (см. окончание табл. 27). Число типичных видов, находящихся в зоне  $M \pm \sigma$ , можно найти, пользуясь известными таблицами, имеющимися для нормального распределения. Однако это число проще и достаточно точно определяется графически, при помощи кумуляты. На рис. 34 показано, как это делается для ряда по фенофазе  $x$ . Из точек на оси абсцисс  $a$  и  $b$ , соответствующих значени-



ям  $M-\sigma$  и  $M+\sigma$ , восстановим перпендикуляры до пересечения с кумулятой, откуда опустим перпендикуляры на ось ординат, отсекающие на последней отрезки, соответствующие числу видов для каждого из значений  $a$  и  $b$ . Снимая с графика и вычитая нижнее число видов из верхнего, получим искомое число видов, находящихся в сигмальном интервале типичности. Таким образом было найдено, что по фенофазе начало отрастания ( $x$ ), число типичных видов и сортов составляет  $1270-330=940$ , для других фенофаз оно также приведено в конце табл. 27. Нормированные отклонения (в знаменателе чисел из табл. 27), могут быть применены самостоятельно, для оценки соответствия фенодат общей норме по данной фенофазе. Если за норму считать данные, находящиеся в пределах  $M\pm\sigma$ , то нормированное отклонение для этих двух точек равно

$$t = \frac{M+\sigma-M}{\sigma} = 1; \quad t = \frac{M-\sigma-M}{\sigma} = -1.$$

Следовательно, если положительное отклонение больше единицы, то данная фенодата по своей величине выше нормы, а если отрицательное отклонение по абсолютной величине больше единицы, то данная фенодата по величине меньше нормы. Отклонение находится в пределах нормы, если выполняется условие:  $|t| < |1|$ .

Таким образом, среднее квадратическое отклонение кроме его важной чисто математической роли имеет также существенное гносеологическое значение как мера типичности измеряемых признаков, величины которых распределяются по нормальному типу. Поскольку любые распределения в пределе стремятся к нормальному, то среднее квадратическое отклонение может считаться универсальной мерой типичности явлений и признаков.

Отклонения фенодат у отдельных видов от нормы, общей для данной жизненной формы или таксона, могут вызываться различными причинами: географическим положением естественного ареала вида (в основном его широтой и высотой над уровнем моря), биологическими особенностями цикла роста и развития, существованием фенологических форм или рас внутри вида и другими причинами. В соответствии с этим показатель фенологической атипичности можно применять отдельно к различным группам и таксонам растений, что даст более конкретные результаты оценки фенологического несоответствия видов норме при наличии достаточно больших групп видов, внутри которых будет производиться эта оценка. Сигмальные нормированные отклонения могут послужить объективной теоретической основой для выделения фенологических или других групп в любом однородном по какому-либо признаку массиве видов или сортов растений и вообще для построения балльных шкал по различным признакам.

Если фенологические группы выделяются по комплексу фенофаз, то в соответствии с величиной показателя аномальности  $\Phi$ , можно определить следующие границы шести фенологических групп: 1) от  $\Phi, \leq -3$  до  $-2,01$ ; 2) от  $-2$  до  $-1,01$ ; 3) от  $-1$  до  $-0,01$ ; 4) от  $0,00$  до  $0,09$ ; 5) от  $1,00$  до  $1,99$ ; 6) от  $2,00$  до  $\Phi, \geq 3,00$ .

Интервал, или шаг этой шкалы, равен среднему квадратическому отклонению. Число групп (6) определяется, таким образом, обычной амплитудой варьирования нормального распределения. Поскольку нормальное — наиболее общее из всех типов распределений и последние в пределе к нему стремятся, можно считать это число групп (классов, баллов), равное 6, наиболее обоснованным естественным или основным при построении шкалы по любому признаку. В соответствии с приведенной шкалой виды травянистых многолетников можно разделить на фенологические группы от 1 до 6, т. е. от наиболее ранних до наиболее поздних по комплексу фенофаз. Например, по данным табл. 27, *Asipos airipus* ( $\Phi, = -0,123$ ) относится к третьей фенологической группе, а *Boltonia asteroides* var. *latisquama* ( $\Phi, = 1,01$ ) — к пятой группе, т. е. фенофазы у первого вида проходят в целом несколько раньше среднего уровня, а у второго вида они, взятые в совокупности, запаздывают. Выделение фенологических групп по комплексу, состоящему даже из немногих основных фенофаз, конечно, дает более обоснованные и надежные результаты, хотя и требует некоторой вычислительной работы. Тем не менее возможно разделение видов по фенологическим группам на основе фенонаблюдений и по какой-либо одной фенофазе, что несколько сократит объем вычислений, но, вероятно, в какой-то степени в ущерб достоверности границ шкалы. Неизбежно возникающий в связи с этим вопрос о предпочтении одной фенофазы перед другими может быть решен методами корреляционного анализа.

Основной ведущей фенофазой травянистых многолетников следует считать начало цветения ( $y$ ), даты наступления которого наиболее сильно коррелятивно связаны с датами остальных фенофаз. Иначе говоря, начало цветения у данной жизненной формы (и, вероятно, не только у этой) служит центром корреляционной плеяды фенологических признаков. Поэтому для выделения фенологических групп в первую очередь следует принимать во внимание данные по времени зацветания растений, которые, будучи тесно коррелятивно связанными с остальными фенофазами, в известной мере представляют последние. Для разделения видов травянистых многолетников на шесть фенологических групп в зависимости от начала цветения, от средней арифметической по этой фенофазе, которая равна 114,28 или 22 июня (табл. 19), в обе стороны отсчитываем по 3 раза среднее квадратическое отклонение, которое равно 34,277 дня. Получаем в днях от 1 марта после округления следующие границы групп: 1) 12—45 и раньше, 2) 46—79, 3) 80—113, 4) 114—147,

5) 148—181, 6) 182—216 и позднее, или в календарных датах: 1) 12.III—14.IV и раньше, 2) 15.IV—18.V, 3) 19.V—21.VI, 4) 22.VI—25.VII, 5) 26.VII—28.VIII, 6) 29.VIII—2.X и позднее.

Следует обратить внимание на то, что для отнесения вида к той или иной группе необходима средняя фенодата за ряд лет. Единичная фенодата может служить лишь указанием на то, в какую сторону отклоняется данный год от типичного в смысле его влияния на дату наступления соответствующей фенофазы. Кроме того, причины, по которым те или иные виды оказываются в некоторых фенологических группах, могут быть различными, так как срок наступления любой фенофазы зависит от многих эндогенных и экзогенных факторов. Поэтому выделение фенологических групп следует рассматривать лишь как необходимый этап для дальнейшего изучения причин данного распределения видов.

По каждой фенофазе был составлен вариационный взвешенный ряд эмпирического распределения дат для выяснения возможностей применения соответствующих методов математической статистики и для того, чтобы представить массивы наблюдений в легко обозримом виде. Как видно из рис. 33, фенодаты распределяются по двускатным достаточно симметричным кривым. Более других отклоняются от нормального типа, главным образом большим показателем эксцесса, кривые распределения по началу отрастания (рис. 33) и продолжительности цветения (табл. 19). На начало весеннего отрастания многолетников более чем на другие их фенофазы влияют метеорологические факторы, особенно быстро изменяющиеся весной, а продолжительность цветения вынужденно измеряется в днях — единице, видимо, слишком крупной для этого признака, что и вызвало большую концентрацию частот в сравнительно небольшом диапазоне изменения признака и довольно большой эксцесс у этих двух признаков. По степени варьирования начало отрастания и продолжительность цветения также выделяются, первый признак — наименьшей величиной коэффициента вариации по той же уже указанной причине, а второй, наоборот, — наибольшей. Поскольку признак продолжительность цветения есть разница фенодат конец цветения — начало цветения, то естественно, что его варьирование складывается из вариаций той и другой фенофаз.

Примерно это и можно видеть в табл. 19, где коэффициент вариации продолжительности цветения значительно больше величины коэффициента вариации начала и конца цветения. Фенофазы, относящиеся к цветению (если оно наступает не ранней весной), менее зависят от метеорологических факторов и поэтому более отражают внутренний биологический ритм развития растений. Начало (2) и конец цветения (3) (рис. 33) сильно растянуты во времени: с 9.IV по 5.XI, что представляет собой общий декоративный период травянистых многолетников в Мо-

ске. Около 4% видов и сортов продолжает цвести до наступления морозов и не дает семян, что отражается более ранним окончанием кривой 4 (созревание семян) на рис. 33 по сравнению с кривой 3 (конец цветения).

Распределения дат рассматриваемых фенофаз травянистых многолетников в основном симметричны и могут служить достаточным основанием для получения статистик, основанных на допущении гипотезы о близости эмпирических данных к нормальному распределению.

**Хронологический оптимум фенофаз деревьев и кустарников.** Наиболее типичные по фенологии виды фанерофитов отобраны из фенонаблюдений, проводившихся за растениями дендрариума Ботанического сада Ботанического института АН СССР (Ленинград) в 1949—1962 г. Статистически обработаны фенодаты по фенофазам: *x* — начало распускания листьев (табл. 28), *y* — зацветание (табл. 29), *z* — конец цветения (табл. 30), *s* — начало появления осенней окраски листьев (табл. 31), *u* — созревание плодов (табл. 32), *w* — начало опадения листьев (табл. 33). В табл. 28—33 обобщены фенонаблюдения по 510 видам фанерофитов; по столбцам приведены следующие данные: 1 — границы классов ряда в днях от 1 марта, внизу приведен классовый интервал в днях (*c*), 2 — середина класса в днях от 1 марта, внизу указано число классов ряда (*k*), 3 — эмпирическая частота, т. е. число видов, проходивших данную фенофазу в указанное время, внизу указано общее число видов (*N*), 4 — частота нормального распределения, которая вычислялась во всех случаях, внизу указана степень совпадения по критерию  $\chi^2$  — квадрат; за исключением фенофазы *w*, эмпирические частоты недостаточно хорошо совпадают с нормальным типом распределения, поэтому в столбце 5 вычислялись более удовлетворительно совпадающие частоты распределений Шарлье или Пирсона, внизу столбца 5 указаны величины критерия  $\chi^2$  — квадрат, фактические и табличные, последние в скобках; 6 — частота эмпирическая, т. е. частоты из столбца 3, выраженные в % от его итога (*N*). В табл. 34 приведены статистические показатели по фенофазам *x*, *y*, *z*, *s*, *u*, *w* (обозначения см. с. 146). Общий ход этих 6 фенофаз показан на рис. 35, из которого видно, что период реализации рассмотренных фенофаз в дендрариуме БИНа в среднем продолжается 208 дней, с 11 апреля по 5 ноября, максимум интенсивности в изменении фенофаз у данной совокупности видов 7 июня, когда 65% объектов регистрации переходят из одной фенофазы в другую. Вторым максимумом нагрузки фенонаблюдениями приходится на 10 сентября. Между максимумами, около 31 июля находится период «затишья», когда изменяются фенофазы у небольшого числа видов. Наиболее варьирует фенофаза окончание цветения и менее других варьирует начало опадения листьев (коэффициенты вариации соответственно 30,2 и 5,7%). Средний коэффициент вариации шести фенофаз — 16%.

Таблица 28. Распределение видов по датам начала распускания листьев (x)

Границы класса, дни от 1.III	Средняя масса	Частота	Частота нормального распределения	Частота распределения Шарлье	Эмпирическая частота, %
43,5—48,4	46	2	3	1	1,0
48,5—53,4	51	8	11	9	3,3
53,5—58,4	56	40	37	38	4,9
58,5—63,4	61	74	83	89	6,5
63,5—68,4	66	161	123	130	18,6
68,5—73,4	71	95	122	119	31,6
73,5—78,4	76	84	81	73	14,3
78,5—83,4	81	25	36	34	7,8
83,5—88,4	86	17	11	13	1,6
88,5—93,5	91	5	2	4	0,4
$c = 5$	$k = 10$	$N = 510$	508	510	100
—	—	—	$\chi^2: 29,558$	20,723 (7,81)	—

Таблица 29. Распределение видов по датам зацветания (y)

Границы класса, дни от 1.III	Средняя масса	Частота	Частота нормального распределения	Частота распределения Шарлье	Эмпирическая частота, %
32,5—51,4	42	5	10	1	1,2
51,5—70,4	61	38	44	32	8,8
70,5—89,4	80	120	103	133	27,8
89,5—108,4	99	160	132	162	37,1
108,5—127,4	118	68	94	61	15,8
127,5—146,4	137	20	37	15	4,6
146,5—165,4	156	12	8	16	2,8
165,5—184,4	175	6	1	8	1,4
184,5—203,4	194	1	0	1	0,25
203,5—222,5	213	1	0	0	0,25
$c = 19$ дней	$k = 10$	$N = 431$	429	429	100,00
—	—	—	$\chi^2: 40,509$	8,240	—

Таблица 30. Распределение видов по дате окончания цветения (z)

Границы класса, дни от 1.III	Средняя масса	Частота	Частота нормального распределения	Частота распределения Шарлье	Эмпирическая частота, %
43—62,9	53	4	19	4	0,9
63—82,9	73	43	44	40	9,9
83—102,9	93	99	76	113	22,9
103—122,9	113	156	96	139	36,0
123—142,9	133	71	88	78	16,4
143—162,9	153	28	29	26	6,5
163—182,9	173	12	10	17	2,8
183—202,9	193	13	3	11	3,0
203—222,9	213	6	1	4	1,4
223—243	233	1	0	1	0,2
$c = 20$	$k = 10$	$N = 433$	336	433	100,0
—	—	—	$\chi^2: 74,986$	7,434 (9,45)	—

**Таблица 31. Распределение видов по началу появления осенней окраски листьев (s)**

Границы класса, дни от 1.III	Средняя класса	Частота	Частота нормальной распределения	Частота кривой 1-го типа Пирсона	Эмпирическая частота, %
155,5—162,4	159	2	2	1	0,4
162,5—169,4	166	8	9	8	1,6
169,5—176,4	173	22	29	31	4,4
176,5—183,4	180	79	66	71	15,8
183,5—190,4	187	107	106	107	21,4
190,5—197,4	194	122	110	117	24,4
197,5—204,4	201	77	30	90	15,4
204,5—211,4	208	50	51	51	10,0
211,5—218,4	215	28	19	21	5,6
218,5—225,5	222	5	5	6	1,0
$c=7$	$k=10$	$N=500$	436	503	100,0
—	—	—	$\chi^2: 82,342$	10,050(26,1)	—

**Таблица 32. Распределение видов по датам созревания плодов (u)**

Границы класса, дни от 1.III	Средняя класса	Частота	Частота нормальной распределения	Частота кривой 1-го типа Пирсона	Эмпирическая частота, %
88,5—105,4	97	2	1	2	0,6
105,5—122,4	114	9	3	5	2,7
122,5—139,4	131	9	8	11	2,7
139,5—156,4	148	17	21	20	5,2
156,5—173,4	165	36	40	31	10,9
173,5—190,4	182	40	60	44	12,2
190,5—207,4	199	64	68	58	19,5
207,5—224,4	216	68	59	69	20,7
224,5—241,4	233	73	39	69	22,2
241,5—259	250	11	20	10	3,3
$c=17$	$k=10$	$N=329$	319	319	100,0
—	—	—	$\chi^2: 48,461$	5,237	—

**Таблица 33. Распределение видов по датам начала опадения листьев (w)**

Границы класса, дни от 1.III	Средняя класса	Частота	Частота нормальной кривой	Частота кривой 1-го типа Пирсона	Эмпирическая частота, %
169,5—176,4	173	3	2	3	0,6
176,5—183,4	180	12	9	10	2,4
183,5—190,4	187	32	28	29	6,5
190,5—197,4	194	55	65	61	11,2
197,5—204,4	201	95	104	95	19,3
204,5—211,4	208	113	117	116	23,0
211,5—218,4	215	117	91	98	23,8
218,5—225,4	222	44	50	55	8,9
225,5—232,4	229	15	19	18	3,0
232,5—239,5	236	6	5	3	1,2
$c=7$	$k=10$	$N=492$	490	$N=488$	99,9
—	—	—	$\chi^2: 13,671$	11,486(15,5)	—

Таблица 34. Статистики рядов распределения фенофаз фанерофитов

Название статистики	Фенофаза**					
	x	y	z	g	и	ш
Число видов	510	431	433	500	329	492
Средняя арифметическая*	68,4— 7,4.V	97,6— 5,6.VI	117,7— 25,7.VI	192,7— 8,7.IX	198,5— 14,5.IX	206,7 22,7.IX
Ошибка средней арифметической	0,3	1,2	1,7	0,5	1,8	0,5
Коэффициент вариации	11,5	25,3	30,2	6,1	16,6	5,7
Среднее квадратическое отклонение	7,9	24,7	35,6	11,7	33,0	11,7
Показатель точности опыта	0,5	1,2	1,5	0,3	0,9	0,3
Мода*	66,4 5,4.V	95,3 3,3.VI	111,0 19,0.VI	192,3 8,3.IX	225,8 11,8.X	204,9 20,9.IX
Медиана*	67,6 6,6.V	95,7 3,7.VI	112,0 20,0.VI	192,3 8,3.IX	203,4 19,4.IX	214,5 30,5.IX
Показатель асимметрии	0,26	0,93	1,15	0,04	-7,78	-0,23
Показатель эксцесса	0,16	2,04	1,69	-0,22	0,10	-0,04
Продолжительность фенофазы, дни	45	71	180	63	153	63
Начало фенофазы*	46 15.IV	42 11.IV	53 22.IV	159 6.VIII	97 5.VI	173 20.VIII
Конец фенофазы*	91 30.V	213 29.IX	233 19.X	222 8.X	250 5.XI	236 22.X
Хронологический оптимум	30.IV -15.V	12.V -30.VI	21.V -31.VII	2.IX -20.IX	13.VIII -18.X	11.IX -4.X

\* Верхнее число и дробь от 1 марта, нижнее — календарная дата.

\*\*Обозначения — фенофаз — см. с. 146.

В результате рассмотрения типов распределения дат по каждой фенофазе можно легче ориентироваться при решении вопроса о применимости к ним тех методов математической статистики, которые основаны на условии нормального распределения. К фенофазам начало распускания листьев, начало цветения, начало осенней окраски листьев и начало листопада, вероятно, можно применять методы, основанные на нормальном распределении, а к фенофазам конец цветения и созревание плодов такие методы можно использовать только с особой осторожностью в выводах. Впрочем, два последних асимметричных распределения можно, по-видимому, разложить на несколько составляющих их нормальных распределений. И наконец, все 6 рассмотренных выше распределений можно интерпретировать как динамические или временные ряды со всеми присущими им закономерностями.

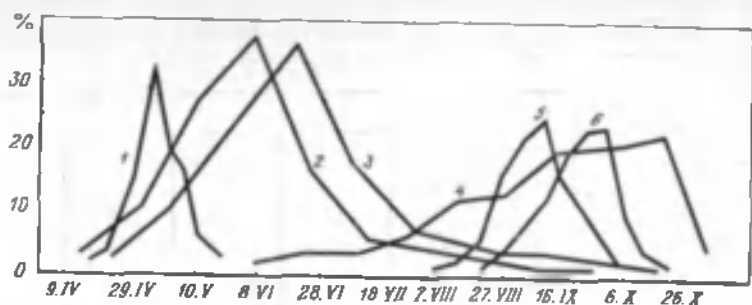


Рис. 35. Динамика наступления фенофаз у 510 видов фанерофитов в Ленинграде

1 — начало распускания листьев, 2 — начало цветения, 3 — конец цветения, 4 — созревание плодов, 5 — начало осенней окраски листьев, 6 — начало листопада; по оси ординат — процент видов, по оси абсцисс — календарные даты

По примеру того, как это сделано выше, для выявления наиболее типичных по фенологии видов по жизненной форме фанерофитов в Ленинграде также найдем интервалы типичности, включающие 10 видов для каждой из фенофаз по формуле:

$$x) J_{10} = M \pm \frac{5c}{j_m} = 68,4 \pm 0,15, \text{ от } 68,3 \text{ до } 68,6;$$

$$y) J_{10} = 97,6 \pm 0,6, \text{ от } 97,0 \text{ до } 98,2;$$

$$z) J_{10} = 117,7 \pm 0,64, \text{ от } 117,1 \text{ до } 118,3;$$

$$s) J_{10} = 192,7 \pm 0,3, \text{ от } 192,4 \text{ до } 193,0;$$

$$u) J_{10} = 198,5 \pm 1,33, \text{ от } 197,2 \text{ до } 199,8;$$

$$ш) J_{10} = 206,7 \pm 0,31, \text{ от } 206,4 \text{ до } 207,0.$$

Виды, отобранные в соответствии с этими интервалами, приведены в табл. 35, причем в ней были опущены те виды, у которых отсутствовали наблюдения хотя бы по одной из фенофаз. Средние фенодаты в таблице даны в днях от 1 марта, под ними приводятся нормированные отклонения этих же фенодат от соответствующих общих по фенофазе средних арифметических, последние взяты из табл. 34 (2-я строка). В столбце 8 приведены показатели фенологической атипичности без учета знаков отклонений ( $\Phi$ ) и с учетом их знаков ( $\Phi_1$ ), которые вычислены по тем же формулам, что и в табл. 27. Начало распускания листьев наиболее типично для фанерофитов в Ленинграде у *Malus sieboldii* (нормированное отклонение: 0,00633), по следующим фенофазам типично их наступление у видов: начало осенней окраски листьев — у *Coloneaster rosea* (—0,0171), *Fraxinus pennsylvanica* (0,0171), *Lonicera maackii* (—0,0171), начало опадения листьев — у *Betula fruticosa* (0,0), зацветание — у *Viburnum burejaticus* (0,00283), конец цветения — у *Prunus besseyi* (0,0014), созревание плодов — у *Malus domestica* (—0,00303).



В целом по всем 6 фенофазам согласно минимальной величине показателя фенологической атипичности  $\Phi$  наиболее типичны по фенологии в Ленинграде *Acer ginnala* (0,135), *Lonicera caucasica* var. *longifolia* (0,234), *Berberis heteropoda* (0,254), *Crataegus macracantha* (0,270), *Malus domestica* (0,275). По величине показателя фенологической аномальности с учетом знаков ( $\Phi_1$ ) наиболее типичны по фенологии в Ленинграде: *Acer ginnala* (0,0117), *Euonymus europaea* (0,0232), *Betula fruticosa* (-0,0709), *Cotoneaster rosea* (-0,0833), *Elaeagnus argentea* (0,106). Таким образом, климату Ленинграда лучше всех других видов деревьев и кустарников соответствует фенологический ритм *Acer ginnala* — дальневосточного вида, на родине обитающего, по-видимому, в сходных условиях и находящегося в Ленинграде свой хронологический оптимум. Кроме этого, как бы центрального по типичности и хронологическому оптимуму вида, в рассматриваемой совокупности из 510 видов содержится еще некоторое число видов по каждой фенофазе, находящихся в сигмальном интервале типичности, фенологический ритм которых соответствует климату Ленинграда. Число таких видов можно найти графически при помощи кумуляты (рис. 34), а также аналитически, пользуясь формулой Лапласа:

$$\omega = \frac{\Phi(t_2) - \Phi(t_1)}{2}$$

где  $\omega$  — доля вариант, находящихся между их нормированными значениями  $t_1$  и  $t_2$ ;

$$t_1 = \frac{X_1 - M}{\sigma}; \quad t_2 = \frac{X_2 - M}{\sigma};$$

$X_1$  — значение меньшей варианты;  $X_2$  — значение большей варианты;  $M$  — средняя арифметическая;  $\sigma$  — среднее квадратическое отклонение;  $\Phi(t)$  — функция Лапласа, вычисляемая по математико-статистическим таблицам или по формуле [Виноградов, 1970]

$$\Phi(t) = \left( t - \frac{t^3}{6} - \frac{t^5}{40} - \frac{t^7}{336} \right) \sqrt{\frac{2}{\pi}}$$

Определим по формуле Лапласа число видов, находящихся в сигмальном интервале типичности по фенофазе начало распускания листьев, для которой  $M=68,4$ ,  $N=510$ ,  $\sigma=7,9$ ,  $X_1=68,4-7,9=60,5$ ;  $X_2=68,4+7,9=76,3$ ;

$$t_1 = \frac{60,5 - 68,4}{7,9} = -1; \quad t_2 = \frac{76,3 - 68,4}{7,9} = +1;$$

по таблицам находим:  $\Phi(t_2)=0,683$ ;  $\Phi(t_1)=-0,683$ ; откуда

$$\omega = \frac{0,683 - (-0,683)}{2} = 0,683, \text{ или } 510 \cdot 0,683 = 348 \text{ видов.}$$

Заметим, что для определения числа вариант, находящихся в сигмальном интервале, не требуется проводить указанные вы-

Таблица 33. Виды фанерофитов, наиболее типичные по фенологии для Ленинграда (фенодаты приведены в днях от 1 марта, в знаменателе—нормированные отклонения;  $\Phi$ ,  $\Phi$ —показатели фенологической аномальности и атипичности)

Вид	x	а	в	у	л	и	$\Phi/\Phi$
1	2	3	4	5	6	7	8
Начало распускания листьев (x)							
<i>Acer platanoides</i>	68,57 0,0215	183,38 0,797	193,50 -1,13	74,00 -0,955	89,08 -0,804	221,77 0,705	0,735 -0,493
<i>Betula kusnischewii</i>	68,545 0,0183	175,1 -1,60	180,0 -2,28	71,667 -1,05	82,3 -0,994	182,6 -0,482	1,05 -1,05
<i>B. ermani</i>	68,5 0,0127	178,6 -1,20	194,5 -1,04	74,6 -0,931	87,3 -0,854	212,3 0,418	0,744 -0,600
<i>Euonymus sacrosancta</i>	68,6 0,0254	182,1 -0,906	193,0 -1,17	91,8 -0,235	109,5 -0,230	195,2 -0,1	0,445 -0,436
<i>Juglans mandshurica</i>	68,3 -0,0127	175,6 -1,46	189,3 -1,49	91,7 -0,239	102,4 -0,430	208 0,288	0,653 -0,557
<i>Malus sieboldii</i>	68,45 0,00633	182,5 -0,872	193,6 -1,12	95,75 -0,0749	108,4 -0,261	201,00 0,0758	0,402 -0,374
<i>Spiraea douglasii</i>	68,5 0,0127	194,00 0,111	220,3 1,16	149,0 2,08	177,2 1,67	242,3 1,33	1,06 1,06
Начало осенней окраски листьев (s)							
<i>Cotoneaster rosea</i>	61,2 -0,911	192,50 -0,0171	209,50 0,239	104,75 0,289	112,25 -0,153	200,25 0,0530	0,277 -0,0833
<i>Fraxinus pennsylvanica</i>	77,46 1,15	192,9 -0,0171	205,8 -0,0769	87,62 -0,404	99,2 -0,520	226,1 0,836	0,500 0,167
<i>Lonicera maackii</i>	60,2 -1,04	192,5 -0,0171	204,0 -0,231	105,6 0,324	124,0 0,177	203,0 0,136	0,320 -0,108

Вид	x	y	z	u	v	w	φ/φ <sub>1</sub>
1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Pyrus ussuriensis</i>	66,85 -0,196	192,92 0,0188	198,6 -0,692	78,75 -0,763	94,75 -0,645	208 0,288	0,434 -0,332
<i>Q. robur</i> (ранний)	73,00 0,582	192,4 -0,0256	201,7 -0,427	82,8 -0,599	92,8 -0,699	205,5 0,212	0,424 -0,160
<i>Ribes alpidum</i>	53,7 -1,86	192,4 -0,0256	211,0 0,367	77,4 -0,818	88,5 -0,820	157,5 -1,24	0,856 -0,733
Начало опадения листьев (м)							
<i>Acanthopanax henryi</i>	72,92 0,572	196,92 0,361	206,44 -0,0222	165,82 2,76	188,83 2,00	225,2 0,809	1,09 1,08
<i>Berberis heteropoda</i>	64,27 -0,523	188,3 -0,376	206,45 -0,0214	91,00 -0,267	108,4 -0,261	196,00 -0,0758	0,254 -0,254
<i>Betula fruticosa</i>	72,1 0,468	196,4 0,316	206,7 -0,0	79,6 -0,729	88,7 -0,815	209,5 0,333	0,443 -0,0709
<i>Hydrangea bretschnelderi</i>	64,61 -0,480	191,00 -0,145	206,5 -0,0171	123,55 1,05	147,18 0,828	241,24 1,29	0,636 0,422
<i>Pyrus communis</i>	66,64 -0,223	195,77 0,262	206,4 -0,0256	80,25 -0,702	97,25 -0,574	214 0,470	0,376 -0,132
Зацветание (м)							
<i>Lonicera bella</i> 'Atrorosea'	57,33 -1,40	192,33 -0,0316	201,2 -0,470	98,00 0,0162	116 -0,0758	156 -1,29	0,547 -0,542
<i>L. caucasica</i>	58 -1,32	198,6 0,504	213,9 0,615	97,7 0,00405	109,7 -0,225	164 -1,05	0,618 -0,244

Вид	x	z	ш	у	z	и	Ф/Ф <sub>1</sub>
1	2	3	4	5	6	7	8
<i>L. ruprechtiana</i>	54,64 -1,74	191 -0,145	190,1 -1,42	97,15 0,0182	110,38 -0,206	157,92 -1,23	0,793 -0,793
<i>L. xylosteum</i>	64,6 -0,481	208,2 1,32	216,5 0,838	97,7 0,00405	113,3 -0,180	177 -0,651	0,579 0,142
<i>Sorbus americana</i>	67,21 -0,151	197,21 0,385	213,5 0,581	97,77 0,00688	110,85 -0,192	211,86 0,405	0,287 0,173
<i>Viburnum burejaeticus</i>	65,73 -0,338	181,182 -0,985	197,6 -0,778	97,67 0,00283	110,4 -0,205	223,44 0,756	0,511 -0,258
Конец цветения (з)							
<i>Berberis vulgaris</i> 'Atropurpurea'	65 -0,430	119,7 0,598	218,4 1,0	98,6 0,0405	118,2 0,0140	192 -0,197	0,380 0,171
<i>Garagana frutex</i> 'Grandiflora'	64,55 -0,487	198,33 0,481	204,33 -0,203	95,12 -0,100	117,12 -0,0163	166,12 -0,981	0,378 -0,218
<i>Crataegus macracantha</i>	67,57 -0,105	197,38 0,398	209,36 0,227	103,82 0,252	117,55 -0,00421	219,33 0,631	0,270 0,233
<i>C. punctata</i>	66,21 -0,277	204,15 0,979	213,3 0,564	101,22 0,147	117,6 -0,00281	228,71 0,915	0,481 0,387
<i>Cytisus ratisbonensis</i>	72,5 0,519	195,4 0,231	214,5 0,667	99,2 0,0648	118,3 0,0168	171,3 -0,824	0,387 0,112
<i>Elaeagnus argentea</i>	65,31 -0,391	203 0,880	212,11 0,462	101,64 0,163	117,92 0,00618	182,58 -0,482	0,398 0,106
<i>Lonicera maxlmowiczii</i>	69,8 0,177	182,37 -0,883	206 -0,0598	105,88 0,335	117,78 0,00225	174,75 -0,720	0,363 -0,191

Вид	x	s	ш	у	z	и	Ф/Ф <sub>1</sub>
1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Prunus besseyi</i>	$\frac{80,778}{1,57}$	$\frac{195,78}{0,263}$	$\frac{213,44}{0,576}$	$\frac{103,25}{0,229}$	$\frac{117,75}{0,00140}$	$\frac{198}{-0,0151}$	$\frac{0,442}{0,437}$
Созревание плодов (и)							
<i>Acer ginnala</i>	$\frac{66,93}{-0,186}$	$\frac{193,54}{0,0718}$	$\frac{204,58}{-0,181}$	$\frac{104,91}{0,296}$	$\frac{120,33}{0,0739}$	$\frac{198,86}{-0,00424}$	$\frac{0,135}{0,0117}$
<i>Crataegus altalca</i>	$\frac{68}{-0,0506}$	$\frac{210}{1,48}$	$\frac{220,11}{1,15}$	$\frac{100,33}{0,111}$	$\frac{115,75}{-0,0548}$	$\frac{197,5}{-0,0303}$	$\frac{0,478}{0,433}$
<i>Lonicera caucasica</i> var. <i>longifolia</i>	$\frac{62,3}{-0,772}$	$\frac{190,5}{-0,188}$	$\frac{206}{-0,0598}$	$\frac{105,3}{0,312}$	$\frac{116,6}{-0,0309}$	$\frac{197,2}{-0,0394}$	$\frac{0,234}{-0,130}$
<i>Malus domestica</i>	$\frac{64,3}{-0,519}$	$\frac{190,3}{-0,205}$	$\frac{204,3}{-0,205}$	$\frac{89,4}{-0,332}$	$\frac{104}{-0,385}$	$\frac{198,4}{-0,00303}$	$\frac{0,275}{-0,275}$
<i>Prunus spinosa</i>	$\frac{70,87}{0,313}$	$\frac{186,89}{-0,496}$	$\frac{207,89}{0,102}$	$\frac{79,8}{-0,721}$	$\frac{93,87}{-0,669}$	$\frac{197,33}{-0,0354}$	$\frac{0,389}{-0,251}$
<i>Rosa rubrifolia</i>	$\frac{63,4}{-0,633}$	$\frac{187,4}{-0,453}$	$\frac{197,09}{-0,821}$	$\frac{111,8}{0,575}$	$\frac{135,5}{0,5}$	$\frac{198,3}{-0,00606}$	$\frac{0,498}{-0,140}$
<i>Crataegus kyrtostyla</i>	$\frac{67,1}{-0,164}$	$\frac{203,3}{1,16}$	$\frac{215,1}{0,718}$	$\frac{100,6}{0,121}$	$\frac{111,3}{-0,180}$	$\frac{199,1}{0,0182}$	$\frac{0,394}{0,279}$
<i>Euonymus europaea</i>	$\frac{60,5}{-1,00}$	$\frac{199,33}{0,567}$	$\frac{213,9}{0,615}$	$\frac{98,11}{0,0206}$	$\frac{114,07}{-0,102}$	$\frac{199,77}{0,0385}$	$\frac{0,391}{0,0232}$

числения, а достаточно лишь умножить объем выборки ( $N$ ) на 0,683 (или, точнее, на 0,68269), что справедливо для распределений, близких к нормальному, т. е.  $w(M \pm \sigma) = 0,683 N$ . Следовательно, из рассматриваемого массива 510 видов фанерофитов в Ленинграде в хронологическом оптимуме находятся 348 видов.

**Определение вегетационного периода г. Москвы методом встречных кривых.** Наподобие того как это было сделано в гла-

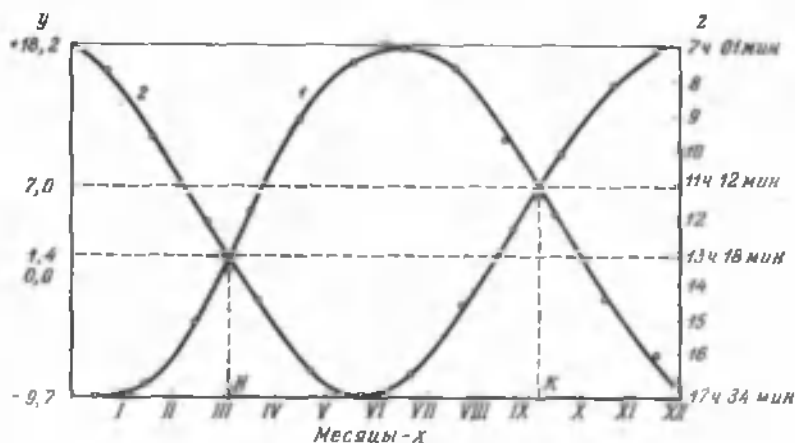


Рис. 36. Определение периода хронологического оптимума методом встречных кривых с приравниванием областей определения факторов

$y$  — температура воздуха (кривая 1) и  $z$  — долгота дня (кривая 2), по годовому циклу их изменения ( $x$ );  $H$  — начало (3 апреля),  $K$  — конец (6 октября) периода оптимума, или вегетационного периода в Москве

ве 2 для определения пространственного оптимума жизненной формы короткодневных фанерофитов, можно найти теоретический период хронологического оптимума, или вегетационный период для сочетания двух важнейших факторов — среднемесячной температуры воздуха и долготы дня. Ниже показана средняя температура воздуха за период с 1948 по 1971 г. в Москве и долгота дня в 1976 г. 20 числа каждого месяца.

Месяц	Температура воздуха, °С	Долгота дня 20 числа, ч, мин	Месяц	Температура воздуха, °С	Долгота дня 20 числа, ч, мин
I	-9,7	7.52	VII	18,2	16.42
II	-8,8	10.00	VIII	16,7	14.42
III	-4,0	12.12	IX	10,9	12.22
IV	5,4	14.33	X	5,2	10.06
V	12,5	16.35	XI	-1,9	8.01
VI	16,9	17.33	XII	-6,2	7.01

На рис. 36 были взяты равные отрезки на осях  $y$  и  $z$  и градуированы точно в диапазоне изменения этих двух факторов в пределах года. При этом одному градусу на оси  $y$  соответствует

3,7 мм, а одному часу на оси  $z$  соответствует 10 мм, одной минуте соответствует 0,167 мм.

Построение кривой  $I$  проводилось по ординатам, восстановленным из середины месячных отрезков на оси  $x$ , диапазон изменения этой функции от  $-9,7^\circ$  (январь) до  $+18,2^\circ$  (июль). Кривая  $2$  построена по нисходящим значениям долготы дня, т. е. фактически она отражает величину ноктопериода, или долготу ночи, область определения этой функции от 7 ч 01 мин (самый короткий день в году) до 17 ч 34 мин (самый продолжительный день на широте Москвы).

Кривые  $I$  и  $2$  пересекались против дат 3 апреля и 6 октября, что и можно считать началом и концом (на графике  $H$  и  $K$ ) теоретического среднего вегетационного периода в Москве, который начинается при переходе температуры воздуха за  $+1,4^\circ$ , долготы дня выше 13 ч 18 мин и заканчивается при температуре воздуха ниже  $+7^\circ$  и долготы дня 11 ч 12 мин. Эти даты близко соответствуют переходу среднесуточной температуры через  $0^\circ$ , который весной наступает в Москве 5 апреля, и средней дате выпадения первого снега — 3 октября (по данным гидрометеороbservатории при ТСХА за период с 1881 по 1953 г.).

Таким образом, переход среднесуточной температуры через  $0^\circ$  весной и выпадение первого снега осенью могут служить примерными указателями начала и конца вегетационного периода на широте Москвы.

Пик кривой долготы дня (2) наблюдается около 20 июня, т. е. раньше на месяц, чем кривой температуры (1), у которой пик наблюдается около 20 июля, как и должно быть, принимая во внимание, что увеличение долготы дня — основная причина повышения температуры воздуха. Период с 20 июня по 20 июля обеспечивает максимальное количество одновременно и света и тепла в Москве.

Ход феллофаз травянистых многолетников на рис. 33 связан с критическими точками графика встречных кривых (рис. 36) тем, что массовое отрастание видов многолетников по средним данным начинается в начале апреля. Это соответствует первой точке пересечения кривых ( $H$  — на рис. 36), а максимум цветения видов наблюдается около 20 июня, что соответствует экстремуму кривой фотопериода 2. В начале октября начинается резкое снижение числа видов, проходящих фенотазу созревания семян, что соответствует второй точке пересечения ( $K$ ) кривых  $I$  и  $2$  на рис. 36. Продолжительность вегетационного периода в Ленинграде, определенная по той же методике, составляет 173 дня: с 16 апреля по 6 октября [Зайцев, 1981].

В заключение отметим, что биогеографические аспекты изучения растения на уровне вида, приведенные в главе 2, убеждают в том, что виду как комплексу популяций также присущи все признаки оптимума, что позволяет существенно

расширить это понятие и благодаря возможности пространственных и хронологических измерений более ясно представить его и в будущем создать количественную основу для моделирования явлений оптимума.

### О методах определения оптимума

Существует немалое число методов отыскания оптимума для различного числа факторов, однако большинство из них в настоящее время не используется для решения биологических задач. Основные причины этого заключаются часто в несоответствии большой мощности и объема работы вычислительного аппарата — сравнительно скромной цели, не требующей особо высокой точности. Несомненно, в перспективе будут применяться и сложные высокоточные методы, однако из-за разнообразия возникающих задач вполне актуальными останутся и средние по сложности, и простые методы, последние особенно необходимы в настоящий период развития биологии, однако их известно сравнительно мало.

Упускается также из виду подчас то, что все параметры биологических признаков непрерывно или дискретно изменяются с различной скоростью, в отрицательном или положительном направлении, в постоянном или переменном режиме.

Многие методы оптимизации требуют также предварительного знания в аналитической форме закона, по которому изменяется тот или иной фактор, что связано подчас с немалым трудом и временем, а для некоторых биологических явлений недостижимо в реальный срок. Вследствие этого типы зависимостей факторов, установленные в течение какого-то периода времени, устаревают прежде чем их можно было бы оптимизировать. Поэтому легче создать алгоритмы оперативного управления некоторыми биологическими процессами, чем разработать методы аналитической оптимизации участвующего в них комплекса факторов. Некоторые методы оптимизации, предлагаемые большей частью математиками, не доведены до рабочего алгоритма и нередко не сопровождаются числовым примером, поэтому они, находясь в отрыве от биологического материала, не могут быть апробированы большинством биологов и, следовательно, улучшены ими в дальнейшем.

Таким образом, на современном этапе развития понятия оптимума в биологии более подходящими будут графические методы или аналитические, но не требующие большой вычислительной работы, при этом сама идея методов оптимизации должна исходить из биологических принципов и понятий, во всяком случае, не только из математических или механических представлений.

Рассмотрим некоторые методические принципы, по которым могут быть построены правила оптимизации в простейших биологических задачах с участием двух-трех факторов.



**Метод максимума двускатной кривой (например, см. рис. 7).** Основан на способе нахождения экстремума кривой, который равен ее первой производной, или его значение снимается с графика. Применяется в основном для двухфакторных связей, однако может быть применен и к выпуклой, и к вогнутой поверхности путем определения экстремума получающихся кривых в результате сечений поверхности. Этот метод наиболее прост и широко используется в настоящей работе. Например, из рис. 6 можно видеть, что максимальное число цветков (32) у примулы обратноконической достигается при листовой поверхности 12 дм<sup>2</sup> на одном растении. Наибольшей длины плоды огурца достигают у тех сортов, продолжительность созревания плодов которых составляет около 70 дней (рис. 9). Самое большое число соцветий (190 на особь) у гелиениума осеннего достигается при высоте растений 102 см (рис. 11). Термозкватор найден при помощи этого метода в главе 2 (рис. 30, в).

Примеры использования первого метода приводятся также в главе 2. Сравнительное изучение точек перегиба двускатных кривых взаимосвязи двух признаков, например роста и репродукции в различных географических пунктах, также могут помочь найти положение географического оптимума.

Для аппроксимации эмпирических кривых при изучении биографического оптимума кроме параболы может быть весьма полезной также кривая обращенной параболы, используемая П. В. Терентьевым — [1951, 1963], уравнение которой

$$y = \frac{x}{a + bx + cx^2}.$$

где  $y$  — количественный признак организма, изменяющийся в зависимости от  $x$  (например, от географической широты);  $a, b, c$  — коэффициенты уравнения.

**Разграничение зон оптимума и адаптации посредством точки перегиба логистической кривой.** Пример использования этого метода дается в главе 2. Метод основан на предположении, что убывание численности, затухание каких-либо жизненных функций и т. п. в зависимости от неблагоприятного направления изменения комплекса экологических факторов среды происходят по закону логистической кривой или иной кривой, имеющей точку перегиба в том ее месте, которое соответствует изменению скорости процесса. Метод пока был применен только к биогеографическим явлениям [Зайцев, 1964].

**Метод пересечения кривых с равными областями определения функций.** Был применен для отыскания фотопериодической границы северной зоны оптимума теплолюбиво-короткодневных фанерофитов [Зайцев, 1968]; в данной работе излагается в главе 2, где он применен также и для отыскания хронологического оптимума. Метод основан на совместном геометрическом решении двух уравнений. В математическом анализе при совместном аналитическом решении двух уравнений с целью определения:

точек пересечения приравнивают правые их части:  $y_1 = f_1(x)$ ;  $y_2 = f_2(x)$ ;  $f_1(x) = f_2(x)$ . При геометрическом же способе решения оказалось, что необходимо графически приравнять не только правые, но и левые части; сделать это можно путем геометрического совмещения отрезков из областей определения левых и правых частей обоих уравнений. При этом совмещаются на оси ординат  $y_1$  и  $y_2$ , а на оси абсцисс —  $f_1(x)$  и  $f_2(x)$ . Отрезки из областей определения  $y_1$  и  $y_2$  находим в аналитическом соответствии с отрезком из области определения, которая качественно и количественно одна и та же в обоих правых частях уравнений.

В качестве встречных функций организма при соответствующей тематике исследований можно взять, например, также высоту растений или объем вегетативной массы особей и количество репродуктивной массы, приходящейся на 1 кг вегетативной массы; эти два признака в большинстве случаев должны географически изменяться в противоположных направлениях.

**Метод расчленения двускатной кривой на две независимые кривые и определения точки пересечения последних.** Пример использования этого метода дается в главе 2, где с его помощью наряду с другими методами был найден географический средний оптимум обитания фанерофитов или фитоэкватор их зоны комфорта.

**Принцип наименьших отклонений от типичного для данной совокупности.** Применяется в данной работе для определения вариант, находящихся в зоне хронологического оптимума, что в биологии имеет большое значение, если эти варианты — отдельные особи или виды. Пример применения этого метода дается в главе 2, где посредством него найдены наиболее фенологически типичные виды травянистых многолетников и фанерофитов, очевидно находящиеся в наиболее благоприятных условиях для реализации своих фенофаз.

**Метод определения зоны оптимума путем построения кривых нормального распределения.** Зона оптимума может быть найдена построением нормального или Шарлье распределения, которая будет отражать, например, изменение концентрации особей по линии сечения ареала вида. Среднюю концентрацию особей в точках линии сечения ареала можно определить методом пробных площадей, или разделив весь ареал на 8—17 (число классов, на которое рекомендуется разбивать статистическую совокупность) параллельных полос, вычислить среднюю концентрацию для каждой из них. Концентрация особей будет максимальной в зоне оптимума, ограниченной точками перегиба кривой распределения, которые расположены на расстоянии одного среднего квадратического отклонения от средней в обе стороны. Сечение ареала несколькими подобными линиями с построением кривых нормального типа позволит уточнить положение зоны оптимума. Преимущество данного метода заключается в наличии количественного критерия ( $\pm \sigma$ ) для выделения зоны оптимума.

**Метод наименьшей вариации.** Этот метод предложен для определения оптимального числа растений на единицу площади при постановке различных опытов с ними [Locascio et al., 1966]. Оптимальным считается то число растений на делянке, при котором их признаки меньше всего варьируют. Уменьшение коэффициента вариации при этом идет по гиперболе: при возрастании числа растений до некоторого предела величина коэффициента вариации далее практически не снижается. По-видимому, этот факт уменьшения вариации с увеличением числа растений связан отчасти с тем, что распределение растений по данному признаку начинает больше приближаться к нормальному.

### Выводы

1. Для целей интродукции целесообразно различать зоны оптимума и адаптации в естественных ареалах растений и зону пессимума, которая большей частью находится за пределами ареала. Падение жизнеспособности или зимостойкости особой между зонами оптимума и адаптации происходит по закону логистической кривой.

2. По направлению перемещения растений различаются положительная, отрицательная и нейтральная интродукции по отношению к основным экологическим факторам — фотопериод, среднегодовая температура воздуха, изменяющимся в зависимости от географической широты.

3. Оптимальными для конкретных растений являются те условия, которые вызывают у них минимум изменений в морфологических признаках и физиологических функциях, что практически можно учесть вычислением коэффициентов вариации величин этих признаков.

4. Зона комфорта растительности теоретически ограничена параллелью  $41^\circ$  в северном полушарии и близкой к ней в южном полушарии, так как против этого значения широты пересекаются кривые широтных изменений среднегодовой температуры воздуха и фотопериода. После точки пересечения дальнейшее одновременное увеличение фотопериода и уменьшение температуры становятся все более неблагоприятными для большинства видов растений, и севернее параллели  $41^\circ$  они вступают в зону адаптации. Граница между зонами комфорта, адаптации и дискомфорта не может быть проведена четко по той причине, что существует еще много чисто физических условий среды, которые при их географическом изменении вряд ли дадут кривые, пересекающиеся в той же точке.

5. Высотную и полярную границы распространения деревьев определяет изотерма июля  $+10^\circ$ . Границы леса и отдельных деревьев можно отождествить, так как статистически достоверной разницы между ними нет. В целях же более четкой идентификации рекомендуется на пределах распространения фиксировать границу отдельных деревьев.

6. Изменение высоты верхней границы распространения деревьев в горах находится в корреляционной связи с географической широтой и происходит по закону параболы второго порядка, анализ которой также показал, что  $68^\circ$  — это средняя широта полярной границы неугнетенных деревьев в северном полушарии. Полярная граница деревьев в южном полушарии в среднем проходит по  $51^\circ$  параллели.

7. Термозкватор земли находится на несколько градусов севернее астрономического, от его положения зависит фитозкватор зоны комфорта фанерофитов, который проходит примерно по  $2^\circ$  с. ш.

8. Центральные линии зон прагматического оптимума произрастания в СССР сосны обыкновенной и березы белой проходят соответственно по  $51$  и  $55^\circ$  с. ш.; наиболее экономически целесообразны зоны выращивания этих двух пород: от  $49$  до  $60,1^\circ$  у сосны, от  $49,5$  до  $60,2^\circ$  с. ш. у березы.

9. Посредством математической обработки фенологических данных определены величины хронологического оптимума для более чем 1800 видов деревьев, кустарников и травянистых многолетников в Ленинграде и Москве как для отдельных фаз онтогенеза, так и для их комплекса в сезонном развитии.

10. Разработаны показатели фенологической атипичности ( $\Phi$ ) и аномальности ( $\Phi_1$ ), применяемые для выявления интервалов типичности и нормы по фенологии видов.

11. Методом пересечения встречных кривых средней температуры воздуха и ископериода найдены теоретические хронологические границы вегетационного периода в Москве: с 3 апреля по 6 октября.

12. Определяющим условием успеха интродукции растения является такое сочетание внешних условий нового мета произрастания, которое обеспечивает состояние оптимума и нормы для основных жизненных функций и признаков интродуцента. Количественными границами оптимума сочетаний признаков являются значения среднего квадратического отклонения величины аргумента, с учетом знаков отклонений, или точки пересечения некоторых линий регрессии. Состояние оптимума возможно лишь при трех условиях: 1) число взаимодействующих признаков не менее двух, 2) наличие корреляционной связи между этими признаками; 3) графически форма взаимосвязи должна представлять собой двускатную кривую, а при числе признаков более двух обязательно пересечение линий регрессии.

## НОРМА ПРИЗНАКОВ У РАСТЕНИЙ

ЗНАЧЕНИЕ ПОНЯТИЯ ТИПИЧНОГО  
И НОРМЫ В БИОЛОГИИ

Понятие типичного в биологии и других науках играет большую роль. При описании результатов экспериментов, новых таксонов, каких-либо аномалий и во многих других случаях часто встречаются сравнения новых результатов с «обычным» или «типичным» для данного явления. Однако, чтобы сравнивать какие-либо отклонения от обычной нормы, необходимо знать значение последней. Хотя большинство авторов, видимо, находится достаточно близко в своем представлении к образу «типичного», тем не менее полной уверенности в этом ни у кого не может быть до тех пор, пока исследователю приходится руководствоваться лишь своей интуицией и опытом. Так как большинство исследуемых явлений может быть выражено в количественных показателях, должны существовать возможности числовой идентификации нормы и типичного образа явлений. Количественная оценка типичного и затем становящаяся возможной численная оценка типичности отдельных вариантов являются единственной возможностью объективной оценки того и другого. Принимая во внимание, что практически любые совокупности данных могут быть отображены теми или иными типами статистических распределений и что средняя арифметическая является обязательной статистикой каждого из них, целесообразно ее считать формализованным представлением центра типичности для любых объектов или явлений. Выявление типа распределения при этом служит как методом решения проблемы типичного, так и методом построения шкалы для оценки типичности отдельных величин некоторого признака. Эта рабочая гипотеза, на которую я дальше буду опираться как на теоретическое обоснование для применения средней в качестве объективного показателя центра типичности, нуждается в более строгом философском и математическом изучении и доказательствах, которые хотя и не внесут принципиально нового, но, вероятно, выявят некоторые ее ограничения или дополнительные детали и возможности. В частности, важно изучить при этом следующие вопросы:

1. Сравнительная репрезентативность генеральной и выборочной средних.
2. Динамичность генеральной и выборочной средней и ее влияние на устойчивость типичности объекта.
3. Соответствие типа средней (арифметическая, гармоническая, геометрическая, квадратическая и т. д.) свойствам конкретного явления или объекта.

В пояснение к трем перечисленным, еще не изученным вопросам можно заметить, что некоторые математики не без резона считают вообще излишней идеализацией введение понятия генеральной средней [Вентцель, 1969]. Кроме того, следует принять во внимание, что многие объекты, особенно биологические, постоянно непрерывно или дискретно изменяются во времени, поэтому понятия генеральной средней и генерального среднего квадратического отклонения для таких объектов в значительной мере теряют свой смысл.

Относительно третьего вопроса следует учитывать, что разнообразие изучаемых явлений и объектов очень велико, и вряд ли для характеристики типичного в них будет во всех случаях достаточно средней арифметической. Разнообразие видов средних, известных к настоящему времени, также довольно велико, поэтому математическое обеспечение при решении этого вопроса в первом приближении можно считать пока достаточным. Тем не менее после соответствующего исследования необходимо сформулировать правила, по которым следует выбирать тот или иной вид средней в качестве центра типичности в конкретных явлениях. Впервые понятие нормы потребовалось ввести и сформулировать, по-видимому, в медицине, где оно имеет основное значение, по сути дела, является рабочим инструментом, так как позволяет на практике разграничивать больных субъектов от здоровых, устанавливать недостатки развития и применяется также в других случаях. Однако, несмотря на исторически большой опыт применения понятия «норма» в медицине, его формулировка до сих пор полностью не разработана, и существуют различные мнения в трактовке вплоть до отрицания или непознаваемости нормы ввиду сильной ее изменчивости. Поэтому вопрос о содержании понятия «норма» продолжает изучаться как за рубежом, так и в нашей стране. В Большой медицинской энциклопедии [1961] нормой в физиологии и медицине считается условное обозначение равновесия организма человека, отдельных его органов и функций в условиях внешней среды; указывается, что норма — понятие изменчивое, она колеблется у здоровых людей и даже у одного и того же человека в зависимости от эндогенных и экзогенных причин (расовые, климатические, половые, возрастные и другие факторы). В этой трактовке понятие норма практически совпадает с понятием здоровье, на что и указывается в приведенном определении. Более плодотворным в теоретическом плане оказалось направление, рассматривающее норму с позиций диалектического материализма как философскую проблему современной биологии. Остановившись на некоторых представлениях о норме, Г. И. Царегородцев [1966] справедливо отмечает, что гносеологической основой субъективно-идеалистических воззрений на норму является абсолютизация момента подлинности, динамичности и изменчивости нормы у различных людей в довольно широком диапазоне. Такие воззрения действитель-

но закрывают перспективы для дальнейшего изучения категории нормы, так как невозможно исследовать признаки, значения которых будто бы изменяются крайне случайным, не постижимым образом в самых широких пределах.

Неверны подобные утверждения не только в чисто философском плане, но и с точки зрения теории вероятностей, так как не существует распределений величин любых однородных признаков, крайние значения которых выходили бы за границы  $\pm 4,5 \sigma$  (где  $\sigma$  — среднее квадратическое отклонение). Следовательно, изменчивость любых признаков не так уж велика, во всяком случае, она не бесконечна, а всегда ограничена и причем в сравнительно легко обозримых пределах. Г. И. Царегородцев считает, что норма — это гармоническая совокупность и соотношение структурно-функциональных данных организмов, адекватных его окружающей среде и обеспечивающих организму оптимальную жизнедеятельность. Далее Г. И. Царегородцев детализирует содержание понятия нормы следующим образом. Норма — результат эволюционно-филогенетического развития живых существ, особая форма приспособления организма к условиям окружающей среды. В силу этого особенности проявления нормы у различных видов обширного филогенетического ряда живых существ в конечном счете обусловлены спецификой их взаимоотношений с условиями окружающей среды. В филогенетическом развитии у организмов имеются «типические» формы жизненных процессов, выработанные как выражение взаимодействия со средой. Под типическим следует понимать исторически возникшие и при данных условиях общие, присущие соответствующим организмам, основные и необходимые для их существования, относительно устойчивые жизненные процессы и их отношения. Болезненные процессы, наоборот, есть «атипические» процессы, которые возникли как следствие превышения или недостатка «типических» реакций приспособления организма при воздействиях среды или «эндогенного» нарушения обмена веществ и данного регуляторного механизма. Они отличаются от «типических» (т. е. нормальных) процессов количеством, местом и временем (гетерология общей патологии). Основная функция организма — выравнивание отношений между вечно изменяющимися условиями среды и постоянной потребностью организма сохранять одни и те же необходимые внутренние условия для обеспечения отправления тканей, органов и своего организма в целом. В силу этого нормальная жизнедеятельность организма возможна лишь тогда, когда в нем сохраняется способность к выравниванию отношений между организмом и воздействиями среды. Функционирование живого — от целого (всего организма) через частности (органы) до составных элементов (клетки) — направлено на охрану организма и исправление нарушений и отклонений от выработавшейся в процессе эволюции нормы [Wagner, 1956, цит. по: Царегородцев, 1966]. Норма представляет собой проявление за-

кономерности в жизнедеятельности организма. Но закономерность в этом случае проявляется лишь в форме объективной тенденции. Это значит, что отклонения от нормы в ту или иную сторону всегда колеблются вокруг своеобразного остова, вокруг той величины, которая получает более или менее точное среднесуммарное выражение. Будучи специфическим проявлением закономерности, норма отражает собой совокупность объективных, общих, существенных, внутренне необходимых и повторяющихся свойств, качеств, отношений и состояний тканей, органов и систем организма. Биологическое понятие нормы тесно связано с философской категорией меры. В норме отражается такое качественное состояние жизнедеятельности организма, на которое количественные функционально-морфологические сдвиги (увеличение или уменьшение) в определенных рамках существенно не влияют. Норма — это те демаркационные грани, верхние и нижние, в пределах которых могут происходить различные количественные сдвиги, не влекущие за собой качественного изменения в морфологическом и физиологическом состоянии организма, его различных тканей, органов и систем. В данном случае речь идет о динамической, а не статической норме. Для динамической нормы недостаточно определения средних суммарных величин, характеризующих состояние органов в относительном покое. Для нее важно определить и «нормальные» отклонения от среднего уровня, обусловленные теми или иными влияниями окружающей среды. При установлении средних значений для нормы всякое незначительное отклонение от нее достаточно для отнесения его к ненормальному болезненному состоянию (ломброзианство, по Ц. Ломбризо). Здесь действует диалектический закон перехода количественных изменений в качественные. В частности, морфологические аномалии и индивидуальные вариации структуры того или иного органа могут привести к качественному изменению функции (нормы) лишь при достижении определенного количественного уровня. При абсолютном соответствии между средой и организмом последний лишился бы всяких источников развития и изменений, своей эволюции, защитно-приспособительных реакций.

Другие особенности нормы как философской категории приводит также А. А. Корольков [1966]. Он разграничивает понятия идеала и нормы, указывая, что идеал — это новая, зарождающаяся норма, иногда не существующая в действительности или представленная единично. Идеал может быть недостижимым, а норма всегда существует в настоящем и прошлом, идеал же связан с будущим. Более близки понятия норма и образец. отождествление нормы со средней огрубляет явления, так как норма включает в себя не только среднюю, но и серию отклонений от нее в известном диапазоне. Определение нормы в Большой медицинской энциклопедии (приведенное выше. — Г. З.) делает неуловимой границу между нормой и ненормальным состоянием. Уильямс [1960, цит. по: Корольков, 1966] на



философской основе конвенционализма излагает концепцию условности нормы, из которой следует, что каждый человек — это огромное число варьирующих в своем выражении признаков. Поскольку эти признаки потенциально могут быть измерены, постольку любой человек (и другой организм. — Г. Э.) представляет собой отклонение от нормы в том или ином отношении. Уильямс берет за норму средние по признакам; таким образом, нормальный человек — стандартный человек, которого в реальности не существует. Эта концепция абсолютизирует относительность нормы, не учитывая диалектического единства относительного и абсолютного, устойчивого и изменчивого. Норма не существует вне противоречий. Норма — это реально существующее состояние функционального оптимума той или иной системы. Вся зона полиморфных модификаций является нормой для популяционного уровня. Зона физиологических изменений, в границах которой сохраняется оптимальная в данных конкретных условиях жизнедеятельность организма, — является нормой. Чем шире эти границы, тем больше возможности для адаптивных модификаций; этот диапазон адаптивных вариаций является выражением нормы.

Способность к адаптивным модификациям играет важную роль в сохранении нормы. Основная гомеостатическая реакция клетки — защита от внешних условий, стремящихся разрушить ее. Норму популяции поддерживает эволюционный гомеостазис, при котором адаптивные изменения, характеризующие норму, лежат в определенной зоне. Норма в экологии характеризуется приспособленностью к среде (адаптация), согласованностью функций (коадаптация) и конкурентноспособностью. Особи, отпадающие не случайно, являются аномальными. Эволюция живого идет по пути одновременного изменения нормы и стабилизации выгодных приобретений, т. е. она — диалектическое переплетение моментов устойчивости и изменчивости, консервативности и пластичности. Виды с устойчивой адаптивной нормой не изменяются на протяжении многих миллионов лет. Многие виды претерпели большие качественные перестройки, сменив множество адаптивных норм. В первом случае идет стабилизирующий отбор, во втором — движущий отбор. Наиболее перспективен оптимальный уровень устойчивости популяций. Однако норма вида, или физиологический оптимум и норма популяции, или популяционный оптимум, находятся в противоречии [Завадский, 1961], во всяком случае, они далеко не всегда совпадают. На некоторые недостатки определения понятия нормы, мешающие его применению в практической работе, указывает А. Д. Степанов [1966]: например, он также считает неприемлемыми среднестатистические показатели для использования их в качестве нормы.

Объективная необходимость существования нормы в биологических явлениях и ее взаимосвязи с отклонениями, в частности, хорошо понятна на примере исследований В. С. Ипатова

[1968, 1969, 1970], который установил, что дифференциация древостоя на угнетенные, индетерминированные и господствующие деревья необходима для нормального развития древостоя, обеспечивающего в том числе и хозяйственную его рентабельность. Применительно к антропологии и медицине количественные критерии нормы разработаны Р. Мартином [Martin, 1928] и особенно полно — Ю. Л. Поморским [1930], а также Б. С. Шорниковым [1978].

Сознавая практическую необходимость введения понятия типичного при изучении объектов почвоведения, Е. А. Дмитриев [1972] предложил считать за типичные 50% вариант совокупности, сосредоточенных около средней арифметической по обе стороны в распределении частот. Из приведенного далеко не полного обзора литературы по вопросам, связанным с понятием «норма», можно заключить, что его теоретические аспекты, разработанные также и трудами отечественных ученых, достаточны для того, чтобы создался необходимый качественный минимум определений, позволяющих перейти к применению более формализованного логического аппарата, т. е. математических методов. Несмотря на детальную многостороннюю разработку понятия «норма» в философском и биологическом направлениях, остается нерешенным основной вопрос, без которого невозможно практически различать норму у реальных явлений и объектов, а именно — вопрос о методе определения границ нормы. Нельзя не согласиться с мнением вышеприведенных авторов о том, что норму не может интерпретировать «среднестатистическая» величина. Действительно, это так, и чем точнее будет вычислена соответствующая средняя (арифметическая, геометрическая, гармоническая и другие ее виды), тем меньше можно найти в реальной действительности объектов, соответствующих этой средней. В лучшем случае при этом норме будут соответствовать лишь немногие отдельные объекты совокупности, что лишает данный признак его нормы или большинства единиц, составляющих совокупность, т. е. вопрос получает абсурдное разрешение. Следовательно, единственным логичным выходом из создавшегося тупика является признание за нормой зонального или интервального количественного содержания. Тем не менее было бы не совсем верным называть норму в этом понимании динамической, так как нединамичных; т. е. неизменяющихся предметов и явлений, особенно в живой природе, вообще не существует. Вопрос о границах интервала, количественно ограничивающих норму и отделяющих от нее прочие несоответствующие норме единицы некоторой совокупности, является не только методическим, но и в наименьшей степени гносеологическим, определяющим содержание понятия нормы. При решении этой проблемы необходимо уметь находить на практике четкий количественный критерий, позволяющий однозначно отнести тот или иной предмет к норме по данному признаку или к аномальному отклонению от него.

Отнесение предмета к норме по одному признаку, особенно когда это касается биологических объектов, обычно бывает недостаточным; значительно больший интерес как для теории, так и для практики представляет классификация по комплексу признаков. Поэтому возникает вопрос о методе многопризнаковой количественной характеристики нормы, для разработки которого, в свою очередь, необходимо получить метод нормализации значений величин, с тем чтобы они были сравнимыми, инвариантными по отношению друг к другу во всех мыслимых сочетаниях. Эти задачи решаются при помощи теории вероятностей на основании свойств нормального распределения. Как уже отмечалось в главе 2, качественной границей типичных (или относящихся к норме) и нетипичных вариант может быть только среднеквадратическое отклонение, которое служит также абсциссой точки перегиба нормальной кривой как в положительной, так и в отрицательной ее областях. Точка же перегиба кривых почти всегда обозначает момент качественного изменения процесса или явления, что, очевидно, справедливо как для функциональных, так и для кривых распределения. Существование как необходимого факта качественной границы между типичными вариантами, т. е. обладающими большей плотностью вероятности, и нетипичными вариантами, т. е. встречающимися более редко, доказывается от противного в терминах теории вероятностей.

Что касается многопризнаковой классификации объектов по их отношению к норме, то, выражая значения признаков в нормированных отклонениях, можно получить среднее отклонение для признаков посредством вычисления показателя аномальности  $\Phi$ , (глава 2). Это среднее нормированное отклонение или показатель атипичности дает основание для отнесения особи или предмета по комплексу признаков к норме или к аномальному отклонению. Ниже приводятся примеры определения интервала нормы и типичных значений по отдельным признакам и далее в разделе о сигмальных политипических шкалах дается пример комплексной оценки соответствия норме сортов гелениума.

#### Типичные значения признаков вида и сортов гелениума осеннего

В главе 1 рассмотрены корреляции признаков гелениума между собой на основе данных измерений и подсчетов у 22 сортов: высоты растений, числа побегов и соцветий на них, диаметра соцветий. Здесь получены также типичные значения признаков, что необходимо для морфологических описаний сортов. Знание опорного типичного значения или нормы признака важно в тех случаях селекционной работы, когда необходимо решить, является ли то или иное отклонение признака существенным, для того чтобы его сохранить. Было необходимо также установить, каким образом влияет такой распространенный агротехнический

прием, как пересадка с одновременным делением растений, на средние типичные значения признаков, как изменяются прочие статистические параметры и тип распределения данных в зависимости от пересадки растений, от года выращивания. С этой целью указанные четыре признака измеряли в двух состояниях растений: после пересадки (1967, 1969, 1970 гг.) и без пересадки — в 1968 г. Во всех случаях пересаживали и делили растения весной, а все признаки измеряли в середине сентября, так как большинство сортов гелениума осеннего цветет с начала августа по конец сентября, в чем и заключается их основная хронологически-декоративная ценность. Перед статистической обработкой в большинстве случаев необходимо сделать заключение о типе распределения данных, для того чтобы можно было правильно к ним применить те или иные методы биометрии. Кроме того, представление о массовом материале в обозримом виде позволяет получить различные дополнительные сведения об изучаемом предмете. По всем четырем наблюдавшимся признакам были составлены вариационные взвешенные ряды, особенности которых рассматриваются дальше по отдельности, а также приводятся типичные значения признаков и статистические параметры выборок. За норму признака здесь как и в главе 2 принимается интервал  $M \pm \sigma$ , т. е. значения признака, ограниченные в обе стороны от средней арифметической средним квадратическим отклонением.

**Высота растений.** Данные по измерению высоты растений за 4 года приведены в табл. 36. В 1968 г. растения не пересажива-

**Таблица 36. Распределение растений по их высоте**

Высота растений, см		Число растений по годам (f)			
Класс	$x$	1967	1968	1969	1970
20—31,9	26	1	—	—	—
32—43,9	38	6	—	1	—
44—55,9	50	21	—	1	9
56—67,9	62	23	—	11	36
68—79,9	74	55	—	34	58
80—91,9	86	84	3	61	86
92—103,9	98	87	10	72	69
104—115,9	110	54	21	103	45
116—127,9	122	14	19	39	16
128—139,9	134	13	41	10	13
140—151,9	146	4	92	3	5
152—163,9	158	—	57	3	5
164—175,9	170	—	23	1	—
176—188	182	—	4	—	—
$c=12$	$k=14$	362	270	339	342
$M$ , см	—	89,8	142,4	100,6	91,5
$\sigma$ , см	—	21,49	19,39	18,79	21,71
$v$ , %	—	24	14	19	24
$P$ , %	—	1,3	0,83	1,0	1,3

лись, а в остальные три года наблюдений их пересаживали и делили, что объясняет заметный сдвиг частот ряда за 1968 г. в большую сторону (рис. 37). Показатель асимметрии ряда частот за 1968 г. равен:  $-0,67$ , а для ряда за 1970 г. он равен  $+0,61$ , т. е. асимметрия распределения признака изменилась после пересадки растения на противоположную по знаку. Перемена знака асимметрии ряда распределения растений по высоте связана с тем, что после пересадки и деления преобладают более низкие

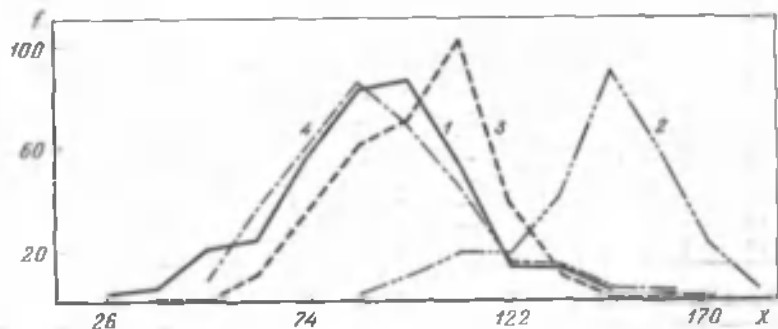


Рис. 37. Распределение растений гелениума осеннего по высоте ( $x$ ) в см 1 — 1967 г., 2 — 1968 г. (без деления и пересадки), 3 — 1969 г., 4 — 1970 г.,  $f$  — частоты

растения. Распределение данных по высоте растений в целом достаточно близко к нормальному, т. е. распределению Гаусса-Лапласа.

Типичные значения высоты в начале осени у растений гелениума, не делившихся два года (по данным табл. 36):  $M \pm \sigma = 142,4 \text{ см} \pm 19,39 \text{ см}$ , т. е. от 123 см до 162 см; у растений, делившихся весной данного года:  $93,9 \pm 21,24$ , т. е. от 73 см до 115 см (по средним данным за три года). Обозначения в табл. 36—39:  $c$  — классовой интервал, т. е. разница между левыми и правыми границами классов;  $k$  — число классов;  $f$  — частоты;  $M$  — средняя арифметическая,  $\sigma$  — среднее квадратическое отклонение;  $v$  — коэффициент вариации;  $x, y, z, u$  — середины классов распределения вариант соответствующих признаков;  $P$  — показатель точности опыта, его величина в табл. 36—39 не превышает 3,5%, что указывает на удовлетворительный методический уровень измерений, подсчетов и достаточную репрезентативность выборок.

**Число побегов.** В табл. 37 приведено число всех побегов, идущих от корневой шейки, на растениях гелениума в двух их состояниях: без пересадки в течение двух лет (учет 1968 г.) и после пересадки с делением (учет 1969 г.). Число побегов в том и другом случаях подсчитывалось осенью. Распределения числа побегов до пересадки и после нее значительно различаются между собой: в первом случае кривая распределения частот двускатная (рис. 38), по типу распределения близкая к нормальному, а во втором — она односкатная. Показатель асимметрии в первом

Таблица 37. Распределение растений по числу побегов на них

Число побегов (и)	Число растений (f)		Число побегов (и)	Число растений (f)	
	без пересадки (1968 г.)	с пересадкой (1969 г.)		без пересадки (1968 г.)	с пересадкой (1969 г.)
1	6	354	15	9	—
2	12	13	16	6	—
3	9	7	17	5	—
4	14	2	18	6	—
5	14	2	19	2	—
6	23	3	20	4	—
7	13	1	21	1	—
8	33	—			
9	22	—	$c=1$ $k=24$	265	382
10	17	—	$M$ побегов	6,8	1,2
11	14	—	$\sigma$ побегов	2,75	0,710
12	26	—	$V, \%$	40	61
13	17	—	$P, \%$	3,0	3,1
14	13	—			

Таблица 38. Распределение растений по числу соцветий на них

Число соцветий		Число растений (f) по годам			
класс	$\nu$	1967	1968	1969	1970
0—59	30	46	2	38	82
60—119	90	80	9	140	160
120—179	150	108	22	103	59
180—239	210	45	22	43	24
240—299	270	22	29	13	11
300—359	330	14	26	2	5
360—419	390	7	29	—	1
420—479	450	1	24	—	1
480—539	510	—	26	—	—
540—599	570	—	31	—	—
600—659	630	—	23	—	—
660—719	690	—	13	—	—
720—779	750	—	9	—	—
780—839	810	—	3	—	—
840—899	870	—	1	—	—
900—959	930	—	0	—	—
960—1019	990	—	0	—	—
1020—1079	1050	—	1	—	—
$c=60$	$k=18$	323	270	339	343
$M$ соцветий		149	418	125	106
$\sigma$ соцветий		85,9	190	60,7	69,1
$V, \%$		58	45	49	65
$P, \%$		3,2	2,8	2,6	3,5

случае +0,27, а во втором +1,8. Увеличение асимметрии в положительном направлении для распределения пересаженных особей по числу побегов на них связано с тем, что после пересадки преобладают растения с небольшим числом побегов. Типичное число побегов на растении гелениума, не делившемся два года,

Таблица 39. Распределение соцветий по диаметру

Диаметр соцветий, мм	Число соцветий ( $f$ ) по годам				Диаметр соцветий, мм	Число соцветий ( $f$ ) по годам																
	Класс	2	1968	1969		1970	Класс	2	1968	1969	1970											
30—33	32	—	1	—	70—73	72	—	11	5													
34—37	36	1	1	—	74—77	76	—	5	1													
38—41	40	5	12	4	78—81	80	—	1	—													
42—45	44	36	16	11	82—85	84	—	1	—													
46—49	48	81	28	34	$c=4$ $k=14$ $M, \text{ мм}$ $\sigma, \text{ мм}$ $V, \%$ $P, \%$	253	421	246	56,4	6,82												
50—53	52	68	81	31							50,4	57,1	56,4									
54—57	56	56	92	68										4,52	7,51	12						
58—61	60	6	92	51													9	13	12			
62—65	64	—	56	28																0,56	0,64	0,77
66—69	68	—	24	13																		

по данным табл. 37, равно:  $6,8 \pm 2,75$ , т. е. от 4 до 10 побегов; на растении, делившемся весной данного года:  $1,2 \pm 0,71$ , т. е. от 0 до 2 побегов.

**Число соцветий на растении.** У гелениума осеннего, относящегося к семейству сложноцветных, цветки собраны в соцветия — корзинки. Подсчитывалось общее число соцветий на растении, включая отцветающие и находящиеся в бутонах. В табл. 38 приведено распределение экземпляров по числу образовавшихся на них соцветий по годам. В 1968 г. растения ежегодно делили. По этой причине распределение по числу соцветий в 1968 г. отличается от остальных трех рядов тем, что оно ближе к нормальному, и тем, что в нем встречается больше обильно цветущих экземпляров (рис. 39). Типичное число соцветий на одном экземпляре гелениума осеннего, не делившемся 2 года (табл. 38):  $418 \pm 190$ , т. е. от 228 до 608; на растении, которое делилось весной данного года:  $126 \pm 74$ , т. е. от 52 до 200 соцветий.

**Диаметр соцветий.** Распределение измеренных соцветий по их диаметру приводится в табл. 39.

Из сравнения средних арифметических рядов в столбцах 3 и 6 видно, что на диаметр соцветий пересадка (1968 г.) также оказывает небольшое влияние (рис. 40), но этот признак в отличие от трех других распределяется по нормальному типу, независимо от пересадки и деления растений. Типичная величина диаметра соцветий на растениях, не делившихся 2 года:  $50,4 \pm 4,52$  (табл. 39), т. е. от 46 до 55 мм; на растениях, делившихся весной данного года:  $56,8 \pm 7,28$ , т. е. от 50 до 64 мм.

**Сравнения и анализ данных.** Из табл. 36—39 видно, что деление растений заметно влияет на признаки совокупности сортов гелениума осеннего. Повсюду данные 1968 г. отличаются от аналогичных чисел показателей за другие три года, когда растения делили. В табл. 40 сравниваются при помощи критерия Стьюдента по методике автора [1973] значения четырех призна-

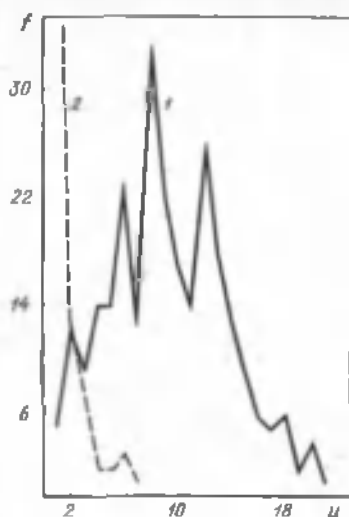
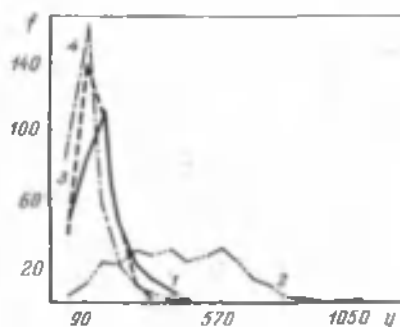


Рис. 38. Распределение растений по числу побегов ( $x$ ) на них  
1 — 1968 г. (без деления), 2 — 1969 г.,  $f$  — частоты

Рис. 39. Распределение растений по числу соцветий ( $y$ ) на них  
1 — 1967 г., 2 — 1968 г. (без деления), 3 — 1969 г., 4 — 1970 г.,  $f$  — частоты



ков за разные годы, взятые из табл. 36—39. Верхнее число в табл. 40 — это вычисленное значение критерия Стьюдента, под ним — число степеней свободы, необходимое для оценки значимости различия. За исключением высоты растений в 1967 и 1970 гг. ( $t=1,0$ ) и диаметра соцветий 1969 и 1970 гг. ( $t=1,2$ ), все остальные данные за разные годы достоверно различаются ( $t=3$ ); следовательно, на величину типичных значений признаков влияют не только пересадка, но и условия года выращивания. Особенно велики значения критерия при сравнении данных за 1968 г. с остальными, так как при этом различия в условиях года выращивания усиливаются влиянием деления растений, например, по высоте растений за 1967 и 1968 гг. критерий различия

Таблица 40. Влияние деления растений на четыре признака в совокупности сортов гелениума осеннего (верхнее число—величина критерия Стьюдента, нижнее—степени свободы)

Год	Высота растений			Число соцветий			Диаметр соцветий			Число побегов 1969 г.
	1968 г.	1969 г.	1970 г.	1968 г.	1969 г.	1970 г.	1968 г.	1969 г.	1970 г.	
1967	31,5 623	6,9 688	1,0 702	22,3 406	4,3 578	5,8 646	4,9 400	6,6 463	5,8 342	—
1968	—	26,7 607	30,1 602	—	26,9 366	26,9 416	—	12,6 545	11,4 427	31,4 319
1969	—	—	5,7 666	—	—	2,4 627	—	—	1,2 659	—



равен 31,5 при числе степеней свободы 623. Таким образом, деление растений существенно влияет на все признаки гелениума, в том числе и на репродуктивные — число соцветий и даже на такой консервативный признак, как диаметр соцветий. Из остальных факторов (кроме деления растений) на рассматриваемые морфологические признаки влияют, конечно, не только условия года, но и сортовые различия. Чтобы выяснить достоверность влияния на признаки того или другого фактора, выполнен дис-

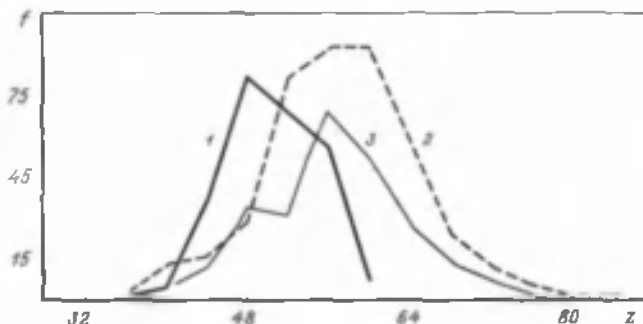


Рис. 40. Распределение соцветий по величине диаметра ( $z$ ) в мм  
1 — 1968 г. (без деления растений), 2 — 1969 г., 3 — 1970 г.,  $f$  — частоты

персионный анализ с данными по 15 сортам лишь по тем годам, в которые делили растения, благодаря чему эти числа могут сравниваться. Исходные данные, приведенные в табл. 41, были представлены большей частью пятью значащими цифрами, после завершения всех вычислений они были округлены до целого числа. В результате дисперсионного анализа по высоте растений оказалось, что вычисленная величина критерия Фишера по фактору «годы» равна  $F=12,6$  против требуемой по таблицам  $F_{0,05}=3,3$  (при числе степеней свободы  $\nu_1=2$ ,  $\nu_2=28$ ), а по фактору «сорта»  $F=10,0$  против табличной  $F_{0,05}=2,1$  ( $\nu_1=14$ ,  $\nu_2=28$ ). Это означает, что на высоту растений влияют как условия года, так и сортовые различия, причем первый фактор действует несколько сильнее, чем второй. Действительно, сравнив по критерию Стьюдента высоту растений у трех сортов в разные годы (табл. 42), видим, что по этому признаку данные одного и того же сорта, в том числе за годы без деления растений, достоверно различаются, за исключением сорта 2 в 1967 и 1970 гг. ( $t=1,6$ ; число степеней свободы 63). Различие по высоте растений варьирует и между двумя одними и теми же сортами (табл. 43): например, в 1967 г. сорта *M* и *G* достоверно различались по этому признаку ( $t=9,8$ ;  $\nu=83$ ), а в 1969 и 1970 гг. они не различались ( $t=0,67$ ;  $\nu=35$  и  $t=0,78$ ;  $\nu=36$ ).

Из приведенных в табл. 41 сортов самые низкие растения были у сорта 'Altgold' ( $M=58$  см), самые высокие — у сорта 'Die Blonde' ( $M=113$  см). Быстрее растения после деления отрастали

Таблица 41. Влияние сортовых различий и условий года на признаки гелинума осеннего

Сорт	Высота растений, см				Число соцветий				Диаметр соцветий, мм			
	1967 г.	1969 г.	1970 г.	М	1967 г.	1969 г.	1970 г.	М	1967 г.	1969 г.	1970 г.	М
Katharina	89	103	83	91	333	222	173	243	47	51	53	50
Goldlackzwerg	71	97	85	84	52	42	59	51	52	42	56	50
Rothaut	83	99	74	85	171	137	90	133	60	60	57	59
Kugelsonne	87	93	101	93	94	140	142	125	46	53	45	48
Die Blonde	108	105	127	113	243	141	173	186	55	46	53	51
Gartensonne	115	108	104	109	232	166	174	191	50	54	62	55
Altgold	48	67	60	58	106	109	104	106	52	56	66	58
Goldfucks	78	92	75	82	248	176	88	170	54	56	55	55
Glotaue	69	78	64	70	212	115	84	137	50	58	54	54
Granatstern	95	108	89	97	162	108	68	113	55	55	53	54
Riverston Beauty	82	96	94	91	127	89	80	99	48	55	50	51
Moerschelm Beauty	69	105	85	86	82	123	68	91	53	56	55	54
Biedermeyer	95	120	101	105	128	108	79	105	56	57	52	55
Herbstrot	95	118	112	108	175	88	79	114	45	61	62	56
Superbe	97	109	94	100	159	127	60	115	55	64	60	60
Средняя М	85,3	99,9	89,9	91,7	168	126	101	132	51,9	54,9	55,6	54,1

Таблица 42. Сравнение значений признака трех сортов за разные годы (верхнее число—величина критерия Стьюдента, нижнее—число степеней свободы)

Год	Высота растений			Число соцветий			Диаметр соцветий		
	1968 г.	1969 г.	1970 г.	1968 г.	1969 г.	1970 г.	1968 г.	1969 г.	1970 г.
<b>1. 'Moerheim Beauty'</b>									
1967	21,3	7,5	3,3	22,1	2,4	0,84	6,7	8,4	3,9
	106	55	74	89	54	47	48	34	31
1968	—	7,9	11,7	—	15,0	19,7	—	8,6	5,3
	—	48	61	—	60	53	—	63	54
1969	—	—	4,4	—	—	3,9	—	—	1,4
	—	—	23	—	—	26	—	—	32
<b>2. 'Biedermeier'</b>									
1967	22,2	6,2	1,6	15,6	1,5	3,4	2,7	1,1	6,0
	137	76	63	84	62	66	116	47	44
1968	—	7,5	12,8	—	8,0	8,4	—	1,8	4,7
	—	78	65	—	43	43	—	49	47
1969	—	—	5,5	—	—	2,6	—	—	2,5
	—	—	25	—	—	26	—	—	34
<b>3. 'Granatstern'</b>									
1967	32,1	4,9	2,8	12,8	5,1	8,3	0,36	0,14	2,6
	—	65	71	53	60	43	65	33	30
1968	97	15,4	25,3	—	13,2	12,7	—	0,24	2,6
	—	60	64	—	41	35	—	37	33
1969	—	—	5,1	—	—	5,6	—	—	1,2
	—	—	51	—	—	48	—	—	33

Таблица 43. Сравнение трех сортов по трем признакам в разные годы (М—'Moerheim Beauty', В—'Biedermeier', G—'Granatstern', верхнее число—величина критерия Стьюдента, нижнее—число степеней свободы)

Год	Высота растений			Число соцветий			Диаметр соцветий		
	М—G	М—В	G—В	М—G	М—В	G—В	М—G	М—В	G—В
1967	9,8	9,3	2,2	6,6	4,4	3,3	24	26	5,8
	83	130	99	90	115	114	54	65	106
1968	5,6	3,9	1,9	6,5	4,5	1,9	12	14	1,1
	75	113	82	53	68	112	72	94	112
1969	0,67	4,4	2,8	1,3	1,1	5,5	0,97	0,42	1,1
	35	27	39	42	24	45	32	29	37
1970	0,78	3,6	3,7	5,4	0,90	1,2	0,97	1,6	0,59
	36	20	32	32	27	32	25	24	28

в 1969 г. ( $M=99,9$  см) и медленнее в 1967 г. ( $M=85,3$  см). В столбце  $M$  приведена типичная высота растений у данных сортов гелениума осенью, после весеннего деления растений в том же году.

Дисперсионный анализ по влиянию условий года и сортовых различий на число соцветий (табл. 41) показал, что вычисленная величина критерия по первому фактору равна  $F=14,5$ ; против табличной  $F_{0,5}=3,3$ ; а по фактору «сорта»  $F=5,8$ ; против табличной 2,1, что означает достоверность влияния на число соцветий обоих факторов, но гораздо сильнее изменяет число соцветий разница в условиях года, чем в сортовых особенностях.

В табл. 42 и 43 видим подтверждение этого вывода, так как по числу соцветий признаки одних и тех же сортов в разные годы и сорта между собой в одни и те же годы большей частью достоверно различаются, хотя и встречаются случаи отсутствия различий: например, у сорта 1 в 1967 и 1970 гг. (табл. 42) и у сорта М-В в 1969 и 1970 гг. (табл. 43), что говорит об относительном сходстве агротехнических и метеорологических условий в эти годы. Наибольшее число соцветий дает сорт 'Katharina' ( $M=243$ ), а наименьшее — 'Goldlackzweig' ( $M=51$ ). Год 1967 был более ( $M=168$ ), а 1970 — менее благоприятным ( $M=101$ ) для образования соцветий.

Результаты дисперсионного анализа по влиянию тех же факторов на диаметр соцветий показали, что они на него достоверно не влияют (вычисленные величины  $F$  равны 2,8 и 1,7 против соответственно табличных  $F_{0,5}$ : 3,3 и 2,1), хотя и здесь критерий по фактору «годы» больше, чем по фактору «сорта»:  $2,8 > 1,7$ .

Более детальное сравнение (табл. 42 и 43) показывает, что хотя в общей совокупности вывод дисперсионного анализа верен, однако у отдельных сортов разница в годах выращивания достоверно влияет на диаметр соцветий: например, у сорта 1 во все годы, за исключением 1969 и 1970 ( $t=1,4$ ;  $v=32$ ), и у сорта 2 в 1967—1969 гг. ( $t=1,1$ ;  $v=47$ ) и 1968—1969 гг. ( $t=1,8$ ;  $v=49$ ) (табл. 42). Условия 1969 и 1970 гг. отчасти нивелировали сортовую разницу в диаметре соцветий (табл. 43;  $t$  от 0,42 до 1,6). Наиболее крупные соцветия приносит сорт 'Superbe' ( $M=60$  мм) и мелкие — 'Kugelsonne' ( $M=48$  мм).

При анализе комплексного фактора «условия года» выяснилось, что варьирование трех указанных признаков по годам не связано с изменениями двух основных метеофакторов: с температурой воздуха и количеством осадков в 1967—1970 гг., поэтому разница условий года выращивания создавалась в основном, по-видимому, за счет неравномерности агротехнических и экологических факторов: полива, удобрения, рыхления, освещенности, почвенных разностей и т. п., учесть которые не представилось возможным. Если бы удалось выдержать равенство агротехнических воздействий из года в год, то можно было бы выявить, какое сочетание метеофакторов наиболее благоприятно для того или иного сорта. Например, условия 1970 г. были бы особо благо-

приятны для образования соцветий у сорта 'Riverston Beauty', у которого среднее число соцветий (99) наиболее близко к среднему числу соцветий за данный год (101), а сорт 'Rothaut' вообще по этому признаку наиболее типичен в данных условиях, так как среднее число соцветий у него (133) наиболее близко к общей средней (132).

Приведенные в этом разделе на основании табл. 36—39 типичные значения четырех признаков па больших совокупностях растений 22 сортов следует отнести скорее к видовым значениям этих признаков у гелениума осеннего. Для селекционной работы, которая ведется большей частью на основе уже известных сортов, важно располагать типичными значениями именно сортовых морфологических признаков, которые даются в табл. 44. Обозначения в табл. 44 следующие:  $x$  — высота растений в см,  $y$  — число соцветий на одном растении вместе с побегами, отходящими от данной корневой системы,  $z$  — диаметр соцветий в мм,  $u$  — число побегов на одном растении,  $v$  — коэффициент вариации в %, здесь он применяется как показатель выровненности того или иного признака сорта. Интервал типичности вычисляется так же, как указано в начале этого раздела, т. е.  $M \pm \sigma$ , где  $M$  — средняя арифметическая, а  $\sigma$  — среднее квадратическое отклонение. В столбцах 3 и 6 табл. 44 приведены средние арифметические значения признаков, вычисленные по измерениям в основном на 20—30 (до 74) растениях. Диаметр измерялся по 10—20 соцветиям. В столбцах 3—5 помещены средние из средних за 1967, 1969 и 1970 гг., а в столбцах 6—8 данные за 1968 г. Все вычисления в табл. 44 проводились с пятью значащими цифрами, но результаты затем округлены до реально применяемых чисел.

В варьировании признаков у гелениума можно отметить некоторые тенденции. По возрастанию степени вариабельности ( $v$ , %) признаки располагаются в следующем порядке: диаметр соцветий (2—10%), высота растений (4—21%), число соцветий (12—64%), число побегов (28—78%). Эта последовательность отражает также и таксономическую ценность указанных признаков, но в нисходящем порядке, так как для описания таксонов более ценны менее варьирующие признаки. Принимая во внимание, что число соцветий тесно связано с числом побегов на одном растении (см. главу 1), делаем вывод, что генеративные признаки у гелениума менее варьируют, чем вегетативные. По сравнению с признаками, измеряемыми в непрерывных мерах (диаметр соцветий и высота растений), более варьируют признаки, измеряемые дискретно, т. е. по числу органов (число соцветий, число побегов). В той мере, в какой снижается степень варьирования признаков, последние доступны селекции для получения на их основе новых сортов. Этим обстоятельством, по-видимому, объясняется тот факт, что сорта гелениума осеннего различаются в основном окраской соцветий и, очевидно, интенсивностью ветвления и числом соцветий на растении.

Таблица 44. Типичные значения и выразительность морфологических признаков сортов гелениума осеннего (x — высота растений в см, y — число соцветий на особи, z — диаметр соцветия в мм, и — коэффициент вариации)

Сорт и показатель его аномальности* (справа): с делением растений — слева	Признак	С делением растений			Без деления растений		
		средняя	интервал типичности (нормы)	и, %	средняя	интервал типичности (нормы)	и, %
1	2	3	4	5	6	7	8
Altgold	x	61	56—67	9	92	87—97	6
	y	106	70—142	34	158	129—187	18
	z	58	53—63	8	53	51—55	4
—0,551; —0,375	и	—	—	—	12	6—18	52
Allgoldreise	x	80	70—89	12	—	—	—
	y	75	42—108	44	—	—	—
	z	55	50—61	10	—	—	—
—0,529 —	и	—	—	—	—	—	—
Augustsonne	x	84	76—92	10	—	—	—
	y	142	104—180	27	—	—	—
	z	64	58—70	9	—	—	—
0,246 —	и	—	—	—	—	—	—
Biedermeter	x	104	93—118	13	147	134—160	9
	y	118	71—166	40	439	282—596	36
	z	55	50—60	9	55	54—56	3
0,04; 0,633	и	—	—	—	10	6—14	42
Chipperfield Orange	x	80	—	—	115	—	—
	y	143	—	—	159	—	—
	z	49	47—51	4	47	45—49	3
—0,498; —1,136	и	—	—	—	4	—	—
Die Blonde	x	117	102—133	13	153	136—170	11
	y	171	93—251	46	398	171—625	57
	z	50	46—55	9	57	55—59	3
0,254; 0,676	и	—	—	—	9	2—16	78
Garten Sonne	x	108	94—122	13	139	130—148	7
	y	184	106—263	43	348	191—505	45
	z	56	53—59	6	49	47—51	4
0,446; —0,013	и	—	—	—	9	6—12	37
Glotauge	x	70	63—78	11	101	97—105	4
	y	135	85—185	37	488	293—683	44
	z	55	52—58	8	49	47—51	4
—0,417; 0,135	и	—	—	—	14	6—22	55
Goldfucks	x	82	74—90	10	102	97—107	5
	y	168	124—213	27	508	338—678	33
	z	55	51—59	7	47	45—49	4
—0,08; —0,391	и	—	—	—	9	7—11	28
Goldlackzwerg	x	88	74—102	16	132	113—151	15
	y	50	23—78	55	227	109—345	42
	z	45	42—49	7	44	40—48	8
—0,975; —0,812	и	—	—	—	6	3—9	52

\* О вычислении показателя атипичности и обсуждение результатов см. с. 217.

Сорт и показатель его аномальности <sup>а</sup> (справа): с делением растений— слезы	Признак	С делением растений			Без деления растений		
		средняя	интервал типичности (нормы)	в. %	средняя	интервал типичности (нормы)	в. %
1	2	3	4	5	6	7	8
Cranatstern	x	97	86—109	12	152	143—161	6
	y	125	84—166	33	497	331—663	33
	z	54	50—58	8	55	54—56	2
—0,084; 0,682	и	—	—	—	9	6—12	34
Herbstrot	x	103	86—120	16	146	137—155	6
	y	104	51—157	51	318	177—459	44
	z	58	53—62	7	46	44—48	5
0,099; —0,037	и	—	—	—	10	5—15	53
Katharina	x	92	80—104	13	147	134—160	9
	y	223	152—295	32	503	224—782	55
	z	51	48—53	5	48	46—50	4
0,142; 1,238	и	—	—	—	20	7—33	66
Kugelsonne	x	95	81—109	15	139	120—158	14
	y	134	86—182	36	558	296—820	47
	z	49	45—53	8	50	47—53	6
—0,304; 0,319	и	—	—	—	9	5—13	44
Kupfersprudel	x	128	—	—	180	—	—
	y	197	147—247	25	226	—	—
	z	55	53—57	4	42	40—44	5
0,772; —0,487	и	—	—	—	4	—	—
Moerhelm Beauty	x	77	61—94	21	137	122—152	11
	y	86	31—142	64	332	181—483	45
	z	55	52—58	5	50	48—52	5
—0,528; —0,005	и	—	—	—	9	4—14	50
Riverston Beauty	x	91	80—102	12	136	127—145	6
	y	96	59—133	38	522	350—694	33
	z	52	48—55	7	48	46—50	4
—0,4; 0,303	и	—	—	—	11	6—16	45
Rothaut	x	88	80—96	9	135	129—141	5
	y	125	81—168	35	574	400—748	30
	z	59	55—63	7	51	47—55	8
0,003; 0,434	и	—	—	—	10	6—14	42
Septembersonne	x	113	102—124	10	—	—	—
	y	195	149—241	24	—	—	—
	z	53	50—56	6	—	—	—
0,436 —	и	—	—	—	—	—	—
Sonnenberg	x	93	75—112	20	—	—	—
	y	155	75—236	52	—	—	—
	z	63	58—68	8	—	—	—
0,401; —	и	—	—	—	—	—	—

Сорт и показатель его аномальности* (справа); с делением растений — слева	Признак	С делением растений			Без деления растений		
		средняя	интервал типичности (нормы)	σ, %	средняя	интервал типичности (нормы)	σ, %
1	2	3	4	5	6	7	8
Superbe	x	99	86—111	12	146	135—157	8
	y	98	50—145	49	584	374—794	36
	z	61	57—64	6	55	54—56	3
0,146; 0,901	u	—	—	—	11	5—17	60
Typica	x	133	120—146	10	161	145—177	10
	y	148	111—185	25	219	124—314	43
	z	71	65—77	8	—	—	—
1,363 —	u	—	—	—	5	3—7	47

В меньшей степени пока удалось получить сорта с крупными соцветиями, что можно считать в данное время наиболее актуальной задачей в селекции гелениума. У сортов гелениума увеличивается варьирование всех рассмотренных признаков после деления растений, как это можно видеть из сравнения  $\sigma$  в % в табл. 36—39 и столбцах 5 и 8 табл. 44. Из последнего факта следует, что при селекции больше шансов получить значительное отклонение признака среди тех растений, которые ежегодно делят и пересаживают.

О степени выровненности признаков некоторых сортов гелениума, измеряемой коэффициентом вариации, можно судить по данным табл. 44 (столбцы 5 и 8), при этом следует принимать во внимание и общевидовой диапазон изменчивости признаков, указанный выше (табл. 36—39).

Интересно, что агротехнические приемы возделывания существенно влияют на такой, казалось бы, абстрактный признак, как тип статистического распределения вариант того или иного морфологического признака гелениума. Ближе к нормальному типу (или распределению Гаусса—Лапласа) величины признаков распределяются в том случае, если растения находятся в состоянии, более близком к естественному, т. е. без применения, например, таких агротехнических приемов, как деление и пересадка.

Весьма чувствительным индикатором изменения состояния совокупности растений может служить показатель асимметрии ряда распределения признаков: чем больше абсолютная величина коэффициента асимметрии, тем больше состояние растений отклоняется от естественного.

Обобщая приведенные данные, можно сделать общий вывод: чем меньше асимметрия распределения признака и его отклонение от нормального типа и чем меньше варьирование этого признака, тем меньше он зависит от изменения внешних условий, тем выше степень его консервативности и тем менее шансов по-



лучить на его основе новые сорта, и, наоборот, большая вариабельность признака создает предпосылки для получения сортовых различий.

**Применение полученных результатов в селекционной работе.** Приведем наиболее важные результаты биометрического изучения, имеющие значение для селекционной работы с гелениумом.

Установлены типичные значения четырех признаков гелениума осеннего: высоты растений, числа соцветий на них, диаметра соцветий и числа побегов в двух состояниях — с делением растений и без него. Типичные значения этих признаков выявлены как в целом по совокупности сортов (табл. 36—39), так и отдельно по 22 сортам (табл. 44), причем в первом случае они выражают норму видовых признаков, по крайней мере для распространённых в культуре популяций, а во втором случае — норму сортовых признаков. Отбор отклонений у ярко выраженных качественных признаков, например по окраске соцветий, производимый по органолептическим критериям, обычно не представляет затруднений в селекционной работе. В оценке степени отклонения у количественных признаков (например, диаметр соцветий) встречается больше затруднений из-за непрерывности изменения признака и отсутствия количественных критериев типичности, особенно в тех случаях, когда отклонение хотя и достаточно ясно выражено, но оно не слишком велико.

Данные табл. 44 позволяют решать основной вопрос селекции по количественным признакам: является ли некоторое отклонение признака существенным, для того чтобы дать начало новому сорту. Например, если на растении сорта 'Biedermeier' встречено соцветие диаметром 65 мм, т. е. выходящее за пределы нормы для этого сорта: 50—60 мм (табл. 44), то целесообразно разделить и вегетативно размножить побег с этим соцветием, а семена, полученные от него, затем высеять для последующего отбора растений с крупными соцветиями, с которыми эта процедура повторяется до получения растений с настолько крупными соцветиями, чтобы оно могло положить начало новому сорту. Предлагаемую схему селекции целесообразно применять к видам, у которых крайне редко встречаются значительные отклонения сортовых признаков и последние мало варьируют. Иногда может быть и по визуальной оценке ясно, что найденное значение признака далеко отклоняется от типичного, и целесообразность его отбора не вызывает сомнения, однако и в таких случаях полезно оценить степень отклонения в сигмах от средней арифметической. Чем больше величина отклонения количественного признака превышает  $M \pm 2\sigma$  и тем более  $M \pm 3\sigma$ , тем больше оснований считать данное отклонение редким (соответственно не чаще 5 и 0,1% всех случаев).

Усиление степени варьирования изученных четырех признаков после деления растения является общим правилом для сортов гелениума (табл. 44 —  $\sigma$  в %), что повышает шансы получения нового сорта от растений, подвергающихся делению. Некото-

рые отклонения от указанной закономерности наблюдаются лишь по числу соцветий, тесно связанному с сильно варьирующим числом побегов на растении.

По возрастающей степени variability (далее в скобках — коэффициент вариации) признаки гелениума располагаются в следующей последовательности: диаметр соцветия (2—10%), высота растений (4—21%), число соцветий (12—64%), число побегов (27—78%). Очевидно, что признаки с большей степенью варьирования могут дать больше отклонений от нормы и, следовательно, более перспективны для получения новых сортов. В связи с этим актуальной задачей в дальнейшей селекции является выведение крупноцветных и низкорослых сортов гелениума, что желательны также и для целей озеленения, так как существующие сорта визуально различаются в основном окраской соцветий.

Выровненность сортов гелениума по отдельным признакам зависит: а) от видовой variability данного признака (см. пункт 3); б) от его сортовых особенностей; в) от интенсивности применения агротехнических приемов, например деления растений (табл. 44). Поэтому по своей выровненности сорта могут сравниваться лишь при равенстве условий а и в. Если о данной совокупности растений неизвестно, в какой степени она подвергалась агротехническим воздействиям, то это можно выяснить при помощи составления вариационного ряда и вычисления коэффициента его асимметрии. Чем больше будет величина этого коэффициента, тем в большей степени состояние растений отклоняется от естественного, тем более сильное агротехническое воздействие они испытали. Чем ближе состояние растений к естественному, тем ближе распределение их признаков к нормальному типу (распределению Гаусса — Лапласа), что можно оценивать количественно, например, при помощи критерия  $\chi^2$  — квадрат.

Деление растений как агротехнический прием находит свое биологическое обоснование также и в том, что при этом несколько увеличивается диаметр соцветий; на растениях, долго не делившихся, наблюдается повышение числа мелких соцветий и в результате — снижение декоративности.

Структуры взаимосвязей признаков гелениума, приведенные на рис. 18 и 19 для делившихся и неделившихся растений, могут помочь при выборе плана селекции сорта с намеченными свойствами. Так, отклонения, необходимые для селекции крупноцветкового сорта гелениума осеннего (диаметр соцветий — наиболее консервативный признак этого вида), могут появиться в первую очередь на обильно разветвленных и низкорослых растениях, у которых высота снижается за счет увеличения числа побегов, что способствует также увеличению числа соцветий. Среди низкорослых и обильно цветущих растений далее, на втором этапе селекции, следует отбирать минимальные по высоте и менее обильно цветущие, за счет чего может увеличиться диаметр соцветий.

При определении типичных значений и оптимальных соотношений признаков растений необходимо принимать во внимание условия года выращивания, сортовые различия и специфику комплекса агротехнических мероприятий.

С учетом результатов, полученных в данной работе, выявляется следующая программа селекции новых сортов с применением биометрических методов.

1. В распоряжении селекционера должна быть большая совокупность сортов данного вида, достаточно репрезентативно представляющая разнообразие его признаков. Эта группа сортов должна произрастать одновременно на однородной территории, при одинаковых экологических условиях и агротехнических воздействиях.

2. По намеченному комплексу из 4—5 признаков в течение 4—5 лет по одинаковой методике производятся необходимые измерения и подсчеты.

3. Путем вычисления средних арифметических и средних квадратических отклонений выявляются типичные значения видовых и сортовых признаков.

4. При помощи коэффициентов вариации определяется выравнивание видовых и сортовых признаков в различных агротехнических вариантах выращивания, если последние имеются для данной культуры.

5. Методами корреляционного (частные коэффициенты корреляции, корреляционные отношения) и особенно дисперсионного анализа (ввиду криволинейности многих биологических взаимосвязей) с выявлением аргумента в парных связях по всей совокупности и на отдельных сортах устанавливается структура взаимосвязей данных признаков, которая наряду с типичными значениями признаков служит далее указанием для выбора рационального плана и проведения селекции сорта с желательными свойствами.

#### **РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ВЕЛИЧИН ПРИЗНАКОВ РАСТЕНИЙ И ИХ ТИПИЧНЫЕ ЗНАЧЕНИЯ**

При обработке опытных данных и наблюдений, предусматривающей обычно применение методов математической статистики, часто требуется знать, насколько отклоняются от нормального типа распределения частоты вариант того или иного объекта или явления. В соответствии с неравенством П. Л. Чебышева (из теории вероятностей), принимая неизвестное распределение за нормальное, можно ошибиться лишь в 11 случаях из 100. Теорема А. М. Ляпунова о стремлении в пределе всех известных типов распределений к нормальному также подкрепляет этот вывод. Тем не менее при изучении различных фитологических признаков приходится встречаться с тем фактом, что тип распределения у них далеко не одинаков даже в пределах гомогенной, в том числе одновозрастной совокупности особей одного и того же вида и

сорта. Неясно также, по какому принципу, холистическому или мерологическому, следует классифицировать типы распределений фитологических признаков, или что больше объединяет признаки по типу распределения — вид или наименование признака. Для разработки методов построения шкал (см. далее) и получения типичных значений или нормы также было необходимо изучить ряды распределений данных фитологических измерений и подсчетов. Несмотря на общеизвестную предпосылку о нормальности распределения подавляющего большинства признаков, не существует, однако, прямого доказательства этому на достаточно репрезентативной выборке из взвешенных рядов, по крайней мере для фитологических признаков. С этими целями были изучены 33 признака растений различных жизненных форм и хозяйственных групп, для чего было составлено 176 взвешенных рядов, каждый из которых был достаточного объема. Почти по всем рядам были вычислены статистики и теоретические кривые распределения, наиболее подходящие к соответствующим эмпирическим частотам с оценкой меры совпадения по  $\chi^2$ -квдрат.

В табл. 45 рассматриваются 18 наиболее важных признаков, в том числе морфологические, фенологические, коэффициент размножения и устойчивость к болезням, на примере 9 распространенных декоративных культур: *Dahlia cultorum* Thorsr. et Reis. (289), *Delphinium cultorum* Voss. (30), *Gladiolus hybridus* hort. (330), *Helenium autumnale* L. (22), *Leucanthemum vulgare* Lam. (5), *Paeonia lactiflora* Pall. (212), *Primula obconica* Hance (1), *Syringa vulgaris* L. (254), *Tulipa hybrida* hort. (228).

В скобках после названий видов приведено число сортов данной культуры, участвовавших в выборке и, как видно, достаточное, чтобы представить возможный диапазон изменчивости этих видов. Общее число экземпляров в каждой выборке было различным, например, при изучении отдельных признаков тюльпана оно составляло 806—1029 особей, у гелениума — до 1384, в одном случае до 2619 особей. При малом числе сортов, в частности, у примулы, выборка состояла из 99 особей. Типичные значения признаков, приведенные в табл. 45, могут быть использованы при сравнительно-морфологических описаниях указанных видов и их сортов в пределах средней полосы Европейской части СССР как опорные величины при оценке различных отклонений и при сопоставлениях. Типичные значения признаков растений необходимы при проектировании посадок, а также при разработке приспособлений, инструментов и машин, связанных с эксплуатацией и уходом за данными растениями. Интервал типичности, вычисляемый по формуле  $M \pm \sigma$  (где  $M$  — средняя арифметическая,  $\sigma$  — среднее квадратическое отклонение), может быть использован для решения вопроса о мере типичности или близости к норме некоторого значения признака, при этом значения, находящиеся вне интервала типичности или нормы, могут считаться в той или иной степени аномальными, что часто выдвигает необходимость соответствующих объяснений. Для планирования

Таблица 45. Основные статистики и типичные значения признаков растений

Род, вид	Средние значения, $M$	Интервал типичности, или норма, $M \pm \sigma$	Среднее квадратическое отклонение, $\sigma$	Коэффициент вариации, $V, \%$	Оъем выборки, $N$
1	2	3	4	5	6

1. Высота растений, см

Тюльпан гибридный	53,2	40,3—66,1	12,9	24	90
Гладиолус гибридный	125,1	112,0—138,2	13,1	10	17
Георгина культурная	122,3	100,6—144,0	21,7	18	48
Пион молочноцветковый	72,3	53,2—91,4	19,1	26	107
Гелениум осенний (с делением особей)	93,9	72,4—115,4	21,5	23	81
Гелениум осенний (без деления особей)	142,4	123,0—161,8	19,4	14	29
Сирень обыкновенная	158,7	128,7—188,7	30,0	19	55
Сирень (зимостойкие в Москве виды)	185,8	111,7—259,9	74,1	40	244

2. Число побегов на особи

Гелениум осенний (без деления особей)	6,8	4,1—9,6	2,75	40	251
Гелениум осенний (с делением особей)	1,2	0,5—1,9	0,7	58	523
Пион молочноцветковый (общее число побегов)	22,1	10,3—33,9	11,8	53	438
Пион молочноцветковый (число цветущих побегов)	15,0	5,3—24,7	9,7	65	643

3. Число цветков (соцветий) на особи

Гелениум осенний (с делением растений, соцветий на побеге)	44,8	7,4—82,2	37,4	83	1071
Гелениум осенний (с делением растений, соцветий на особи)	126	52—200	74	59	530
Гелениум осенний (без деления растений, соцветий на особи)	418	228—608	190	45	318
Гладиолус гибридный (общее число цветков)	17,5	15,8—19,2	1,7	10	15
Гладиолус гибридный (число одновременно раскрытых цветков)	4,8	3,9—5,7	0,9	19	54
Примула обратноконическая (БИН, Ленинград)	34	12—56	22	65	644
Сирень обыкновенная (сложные метелки на кусте)	35,3	22,5—48,1	12,8	36	202

Род, вид	Средние значения, М	Интервал типичности, для нормы, М ± σ	Среднее квадратичное отклонение, σ	Коэффициент вариации, V, %	Объем выборки, n
1	2	3	4	5	6
Сирень обыкновенная молодые посадки (сложные метелки на кусте)	12,2	2,6—21,8	9,6	79	952
Сирень обыкновенная (число простых метелок в сложной метелке)	4,7	2,8—6,6	1,9	40	251
4. Длина соцветия, см					
Дельфиниум культурный	24,3	11,6—37,0	12,7	52	420
Гладиолус гибридный	54,6	46,7—62,5	7,9	14	32
Сирень обыкновенная (длина сложной метелки)	22,7	18,6—26,8	4,1	18	50
Сирень, зимостойкие в Москве 7 видов (длина сложной метелки), кроме сортов сирени обыкновенной	17,5	9,1—25,9	8,4	48	354
5. Ширина соцветия, см					
Сирень обыкновенная (ширина сложной метелки)	10,4	6,3—14,5	14,1	39	239
Сирень, кроме сортов сирени обыкновенной, 5 видов, зимостойких в Москве (ширина сложной метелки)	6,4	4,2—8,6	2,2	34	182
6. Длина цветоноса, см					
Георгина культурная	22,1	17,5—26,7	4,6	21	67
7. Диаметр цветка (соцветия)					
Гелениум осенний (без пересадки), мм	50,4	45,9—54,9	4,5	9	12
Гелениум осенний (с пересадкой), мм	56,8	49,5—64,1	7,3	13	25
Нивяник обыкновенный, мм	81,0	64,7—97,3	16,3	20	62
Гладиолус гибридный, см	11,0	9,5—12,5	1,5	14	29
Георгина культурная, см	15,8	10,7—20,9	5,1	32	160
Сирень обыкновенная молодые посадки, мм	23,1	17,2—29,0	5,9	26	100
Сирень обыкновенная средневозрастные кусты, мм	23,4	18,8—28,0	4,6	20	59
8. Высота цветка, см					
Тюльпан гибридный	6,5	5,6—7,4	0,9	14	29

Род, вид	Средние значения, М	Интервал типичности, или норма М ± σ	Среднее квадратическое отклонение, σ	Коэффициент вариации, V, %	Объем репрезентативной выборки, N
1	2	3	4	5	6

## 9. Махровость цветков, %

Сирень обыкновенная	43,3	0—92,9	49,6	115	2017
---------------------	------	--------	------	-----	------

10. Площадь листьев на особи, дм<sup>2</sup>

Примула обратноквицкая (Ленинград, БИН)	14,9	10,3—19,5	4,6	31	146
---	------	-----------	-----	----	-----

## 11. Начало весеннего отрастания\*

Тюльпан гибридный	9. IV 40,2	1. IV—17. IV 32,7—47,7	7,5	19	54
Гладиолус гибридный	31. V 92,2	26. V—5. VI 87,0—97,4	5,2	5,6	5
Георгина культурная	21. II 357,8	351,7—363,9	6,1	1,7	5
Пион молочноцветковый	26. IV 56,6	52,3—60,9	4,3	8	9

## 12. Начало цветения

Тюльпан гибридный	18. V 78,9	72,3—85,5	6,6	8	11
Гладиолус гибридный	13. VIII 166,3	154,3—178,3	12,0	7	8
Георгина культурная	30. VI 152,2	145,4—159,0	6,8	4	5
Пион молочноцветковый	19. VI 110,8	105,1—116,5	5,7	5	5
Сирень обыкновенная	24. V 84,6	81,9—87,3	2,7	3	5

## 13. Конец цветения

Тюльпан гибридный	29. V 90,1	84,5—95,7	5,6	6	6
Гладиолус гибридный	22. VIII 175,5	167,1—183,9	8,4	5	5
Пион молочноцветковый	29. VI 120,5	114,0—127,0	6,5	5	5
Сирень обыкновенная	12. VI 104,2	100,9—107,1	3,1	3	5

\* 1 — столбца 2, 3 у фенологических признаков (11—16) под календарными датами приведены те же даты, но в днях от 1 марта.

Род, вид	Средние значения, М	Интервал типичности, или норма М ± σ	Среднее квадратическое отклонение, σ	Коэффициент вариации, V, %	Объем репрезентативной выборки, n
1	2	3	4	5	6
<b>14. Период цветения</b>					
Тюльпан гибридный	12,9	10,4—15,4	2,5	19	58
Гладиолус гибридный	16,6	11,3—21,9	5,3	32	157
Георгина культурная	61,8	45,9—77,7	15,9	26	102
Пион молочноцветковый	10,8	7,7—13,9	3,1	29	127
Сирень обыкновенная	19,4	17,2—21,6	2,2	11	20
<b>15. Период вегетативного роста</b>					
Тюльпан гибридный	39,3	31,4—47,2	7,9	20	62
Гладиолус гибридный	74,9	63,1—86,7	11,8	16	38
Георгина культурная	206	190,5—221,5	15,5	8	9
Пион молочноцветковый	58	50—66	8,0	14	29
<b>16. Конец вегетации</b>					
Тюльпан гибридный	4.VII 125,5	116,1—134,9	9,4	7	9
Георгина культурная	29.IX 212,9	209,2—216,6	3,7	2	5
<b>17. Коэффициент размножения</b>					
Тюльпан гибридный	2,6	1,9—3,4	0,75	29	128
Георгина культурная	59,7	24,1—95,3	35,6	60	547
Гладиолус гибридный (число детки на одну луковицу)	21,3	2,4—40,3	18,9	88	1208
<b>18. Устойчивость к болезням, %</b>					
Тюльпан гибридный (в хранении)	96,9	94,6—99,2	2,3	2	5
Тюльпан гибридный (в грунте)	90,6	79,7—101,5	10,9	12	22
Гладиолус гибридный (в хранении)	74,6	60,2—89,0	14,4	19	57
Гладиолус гибридный (в грунте)	65,5	47,8—83,2	17,7	27	112

объема репрезентативной выборки при исследованиях с указанными растениями можно руководствоваться величинами, приведенными в столбце 6 таблицы, которые вычислены по формуле  $N=0,1537 V^2$  [Зайцев, 1973, с. 68], по которой в зависимости от величины коэффициента вариации (V) получается минимальный, но достаточный для достоверности средней арифметической объем экспериментальной выборки при уровне значимости 95% и точности опыта 5%. Рассмотрим некоторые особенности распре-



деления дат и возможности применения данных табл. 45 на примерах по основным признакам.

**Высота растений.** По этому признаку было составлено 17 вариационных взвешенных рядов и изучены распределения следующих видов: тюльпан гибридный, гелениум осенний, гладиолус гибридный, георгина культурная, пион молочноцветковый, сирень обыкновенная. Во всех этих рядах частоты распределились по двускатным, большей частью симметричным кривым; на рис. 41 приведен типичный пример распределения частот данных измерений высоты растений. Небольшие отклонения от указанного

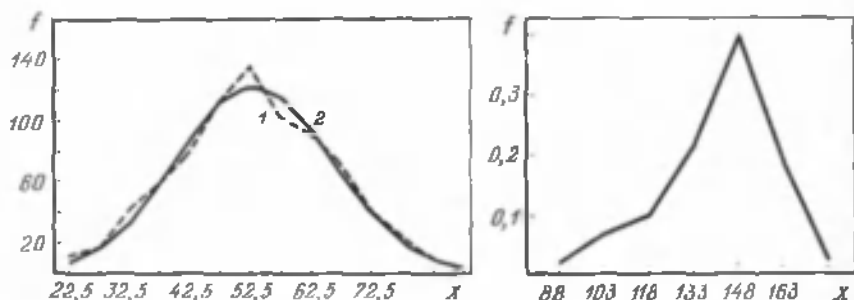


Рис. 41. Нормальное распределение (2) растений тюльпана гибридного по высоте в см ( $x$ )

Здесь и на рис. 42—55: 1 — эмпирическое распределение, 2 — частоты

Рис. 42. Эмпирическое распределение по высоте в см ( $x$ ) двулетних особей гелениума осеннего

типа распределения наблюдались в связи с изменением среднего возраста совокупности растений. Например, неделившиеся 2 года особи гелениума осеннего по высоте распределяются, как показано на рис. 42, т. е. кривая распределения обладает отрицательной асимметрией, ее средняя, или «центр тяжести», смещена вправо, в сторону больших значений высоты. У делившихся особей гелениума, которые обычно в среднем бывают к осени ниже неделившихся особей, данные измерений высоты распределяются, как показали трехлетние наблюдения, по типу кривой, приведенной на рис. 43. В этом случае ряд распределения обладает положительной асимметрией, так как основная масса частот смещена влево, в сторону малых значений высоты, т. е. в совокупности преобладают невысокие растения. Частоты данных измерений высоты особей всех рассмотренных видов при достижении ими своей зрелости распределяются по симметричным кривым. Таким образом, величина и знак показателя асимметрии ряда распределения данных по высоте растений служат также указанием на возрастную структуру совокупности. Из других отклонений при распределении растений по высоте встречаются также двумодальные кривые, что в общем случае указывает на

неоднородность совокупности, как и по отношению к любым другим признакам. При статистической обработке рядов распределения данных измерений высоты особей были получены также типичные значения этого признака у шести распространенных декоративных видов. Типичные значения признаков, особенно из вегетативной части растений, должны быть отнесены к определенной местности, так как они часто варьируют в зависимости от комплекса факторов, связанных с географическими координа-

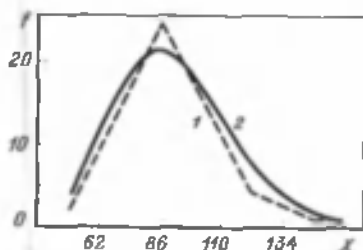


Рис. 43. Распределение Джонсона тила  $S_L$  (2) однолетних особей гелениума осеннего по высоте ( $x$ ) в см

тами. Из раздела 1 табл. 45 видим, что норма высоты растений различных сортов тюльпана составляет 40,3—66,1 см, а число экземпляров, статистически достаточное для измерений высоты, равно 90.

Для измерений высоты у георгины между тем достаточно взять 17 особей, что целиком определяется меньшей вариабельностью высоты у растений георгины (коэффициент вариации  $v=10\%$ ), чем у тюльпана ( $v=24\%$ ).

**Число побегов на особи.** В результате изучения пяти рядов распределения числа побегов на особи у гелениума осеннего на выборке, состоящей из 873 экземпляров, относящихся к 22 сортам, и у пиона молочноцветкового на выборке из 390 образцов, относящихся к различным сортам, установлено, что число побегов на особях, достигших зрелости и не подвергавшихся сильнодействующим агротехническим приемам и механическим воздействиям, распределяется в общем случае по нормальному закону (рис. 44). Однако конкретное распределение этого признака более сильно, чем у предыдущего, зависит от изменения состояния особей и во многих случаях обладает тенденцией к положительной асимметрии, в частности у пиона (рис. 45, а), иногда переходя даже в односкатную кривую (например, у гелениума) (рис. 45, б). Из рис. 45, а видно, что число фертильных побегов на одной особи у сортов пиона в среднем должно было бы быть около 23 побегов при нормальном распределении этого признака и, следовательно, при нормальном состоянии растений, но фактически число цветonoсных побегов в среднем составляет около 10 побегов на особь. Причинами пониженного числа фертильных побегов на растениях пиона могут быть: 1) недостаточный или слишком высокий возраст последних, 2) особенности агротехники или недостаток в почве веществ, способствующих заложению

Рис. 44. Нормальное распределение (2) двулетних особей гелениума осеннего по числу побегов ( $x$ ) у них

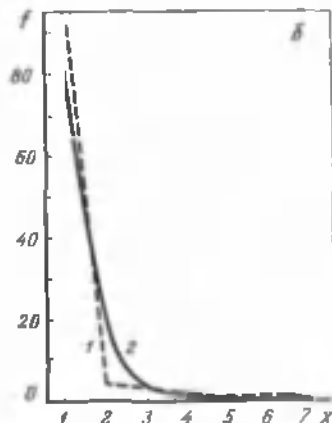
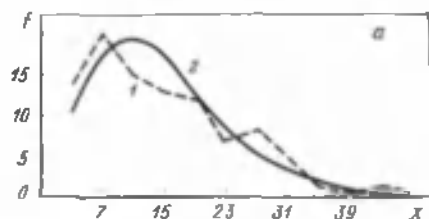
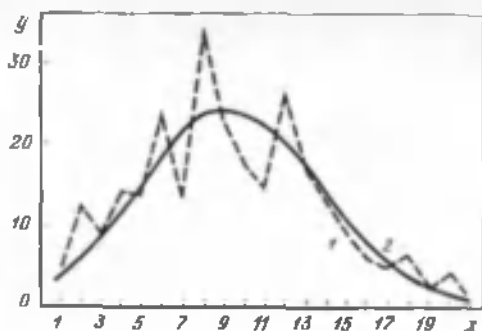


Рис. 45. Распределение Джонсона типа  $S_L$  (2) особей пиона (а) молочнокветкового по числу фертильных побегов у них ( $x$ ) и однолетних особей гелениума осеннего (б) по числу побегов ( $x$ ) у них

и развитию репродуктивных органов, 3) преждевременное удаление цветоносных побегов до момента их учета.

Что касается причин малого числа побегов на особях гелениума, которое в среднем равно 1—2 (рис. 45, б), то в данном случае может быть только одна причина — состояние растения после деления и пересадки, когда только лишь начинается отрастание наземной части и формирование ее габитуса.

Число побегов — сильно варьирующий признак, поэтому для репрезентативности выборки по данному признаку требуется брать 250 экземпляров гелениума осеннего и около 600 особей пиона (табл. 38, раздел 2).

Число цветков (соцветий) на особи. Для изучения типа распределения этого признака было составлено 20 вариационных взвешенных рядов по четырем видам, указанным в разделе 3 табл. 45. За исключением данных по примуле обратноконической, все остальные ряды составлены по наблюдениям, проводившимся в ГБС АН СССР (Москва). Как и у предыдущих признаков, данные по числу цветков (или соцветий) на особи распределяются по нормальному закону, при нормальном состоянии растений, как, например, у гладиолуса (рис. 46). Отклонения от нор-

мального типа распределения вызываются теми же причинами: возрастным составом выборки или сильными агротехническими воздействиями, например пересадкой с делением особей у гелениума (рис. 47). Из приведенных в таблице видов наиболее постоянно общее число цветков у сортов гладиолуса (коэффициент вариации  $v=10\%$ ) и, напротив, сильно варьирует число соцветий на одном побеге у гелениума ( $v=83\%$ ). Число одновременно раскрытых цветков у гладиолуса варьирует больше ( $v=19\%$ ), вероятно ввиду большей связи этого признака с по-

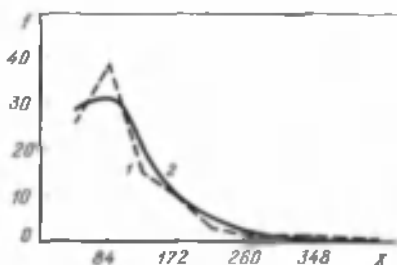
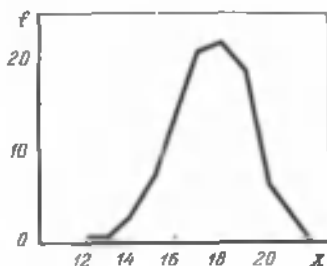


Рис. 46. Эмпирическое распределение особей гладиолуса по общему числу цветков на них ( $x$ )

Рис. 47. Распределение Джонсона типа  $S_L$  (2) делившихся особей гелениума осеннего по числу соцветий ( $x$ ) на них (1969 г.)

годой. Поэтому для проведения экспериментов с участием этих признаков желательно располагать соответственно выборками в 15 экземпляров и 1071 цветущим побегом, последние могут находиться примерно на 500 особях гелениума (после деления). При подсчете одновременно раскрытых цветков у гладиолуса для достоверности средней арифметической требуются 54 экземпляра.

**Длина и другие признаки цветка или соцветия.** У трех видов, приведенных в табл. 45, длина соцветия варьирует от 14 до 52%, что требует для формирования репрезентативных выборок и проведения соответствующих промеров и подсчетов от 32 до 420 соцветий. Ширина соцветия измерялась лишь у сортов сирени обыкновенной, а также у 5 других видов этого рода, зимостойких в открытом грунте Москвы, так как по визуальным данным вариабельность ширины соцветий у этой культуры несколько больше, чем у остальных двух указанных здесь видов. Данные о типичных размерах, норме, среднеквадратическом отклонении, коэффициенте вариации и репрезентативном объеме выборки по остальным признакам репродуктивной сферы: длине цветоноса, диаметру и высоте цветка, проценту махровости приведены в разделах 4—8 табл. 45. Распределение соцветий по их длине и другим, только что указанным признакам практически не отклоняется от нормального типа (рис. 46). Исключение составляет процент махровости, который здесь представлен двухклассовым

невзвешенным рядом, что не позволяет установить тип распределения. Возможно, что процент махровости, как и другие редкие события, выразится распределением Пуассона, что можно выявить, лишь составив исходное эмпирическое распределение достаточно большого числа проб из однородной совокупности.

**Фенологические признаки.** Наиболее важные шесть фенологических признаков: начало весеннего отрастания, начало цветения, конец цветения, период цветения, период вегетативного (или префлорального) роста (от начала весеннего отрастания до начала цветения) и конец вегетации требуют каждый в отдельности выборки различного объема для их минимальной репрезентативности. Определяя достаточное число наблюдаемых экземпляров, не следует принимать во внимание вторичные признаки, например период цветения, вариабельность которого складывается из величин варьирования конца и начала цветения; то же самое относится и к признаку периода вегетативного роста. Из прочих фенофаз рекомендуется выбрать ту, которая по величине варьирования занимает среднее положение, например начало цветения (табл. 45, раздел 12), и найденное для нее число повторностей (5—10) принять за объем репрезентативной выборки для наблюдения и всех остальных фенофаз, т. е. вести фенологические наблюдения на 5—10 экземплярах по каждому отдельному виду или сорту, записывая их отдельно по каждой наблюдаемой особи, с тем чтобы далее при обработке получить средние сроки данных фенофаз.

Распределения фенологических признаков, как и прочих признаков растений, стремятся к нормальному типу, однако на них более заметно и легче объяснить влияние мешающих или, точнее, сдвигающих факторов, которые в основном — не что иное, как сопутствующие метеорологические условия.

Так, распределение сортов или видов по началу отрастания обладает положительной асимметрией (рис. 48), если эта фенофаза наступает на границе с периодом дискомфорта, т. е. ранней весной у большинства растений данной совокупности. Чем ближе к середине вегетационного периода или периода экологического комфорта, тем более симметричным становится распределение того же фенологического признака (рис. 49). Вообще у фенофаз, проходящих в середине лета, фенодаты распределены обычно по более симметричным кривым (рис. 50). И когда фенофазы проходят рядом с другой, осенней границей периода неблагоприятных условий, распределение их фенодат снова становится асимметричным, но в обратном, отрицательном направлении, как, например, кривая 4 созревания плодов на рис. 35. Отклонение срока наступления фенофазы от нормы, приведенной в табл. 45, для Москвы может служить указанием на то, что данный сорт или отдельная особь обладают особенностями, выделяющими его из общей массы, или же окружающие его условия внешней среды, например метеорологические, аномально измени-

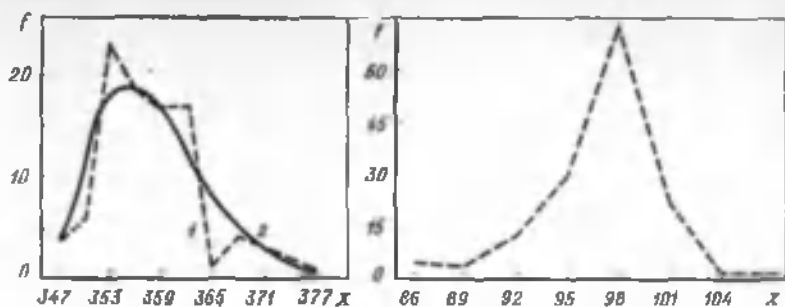


Рис. 48. Распределение Джонсона типа  $S_L$  (2) особей георгины культурной по началу отрастания ( $x$ ) в днях от 1 марта

Рис. 49. Эмпирическое распределение особей гладиолуса гибридного в совокупности разных сортов по началу отрастания  $x$  — в днях от 1 марта

Рис. 50. Распределение Джонсона типа  $S_L$  (2) особей георгины культурной по началу цветения ( $x$  — в днях от 1 марта)

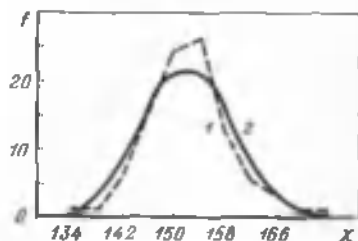
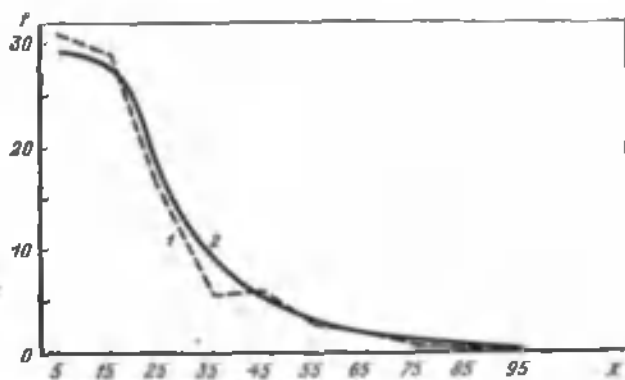


Рис. 51. Распределение Джонсона типа  $S_L$  (2) числа детки на одну луковицу ( $x$ ) у гладиолуса гибридного



лись. Идентифицировать одну из этих причин возможно в тех случаях, когда они действуют не одновременно.

**Коэффициент размножения.** Этот важный в хозяйственном отношении признак варьирует довольно сильно (табл. 45, раздел 17), поэтому типичные данные и норма для него правильнее будет определить отдельно по сортогруппам или даже сортам. В большинстве случаев для удовлетворительной точности опы-

тов и различных подсчетов достаточно брать 100 луковиц, клубней и других единиц размножения. Распределения вариант по величине коэффициента размножения в Москве нередко бывают асимметричными, что указывает, по-видимому, на некоторое отклонение от оптимума этих условий для размножения отдельных культур и сортов. Например, по односкатной кривой распределения числа детки на одну луковицу у гладиолуса, показанной на рис. 51, видно, что подавляющее число сортов этой культуры в Москве находится в условиях, неблагоприятных для размножения в открытом грунте. Напротив, величины коэффициента размножения у сортов тюльпана распределяются довольно симметрично (рис. 52), что указывает на удовлетворительное приближение к оптимуму условий Москвы для размножения тюльпана. Приведенные факты вполне соответствуют значениям географической широты естественных ареалов исходных форм для сортов этих двух культур. Виды гладиолуса распространены в основном значительно южнее, чем виды тюльпана, что и находит свое отражение при интродукции, даже несмотря на то, что все они сильно изменены в культуре благодаря гибридизации и несмотря на то что возделываются полученные культивары в открытом грунте только в теплое время года. Отметим, что распределение величин коэффициента размножения у сортов тюльпана в Москве, будучи более симметричным, чем у гладиолуса, все же сохраняет небольшую положительную асимметрию (рис. 52, 1), что опять-таки соответствует тому, что область естественного распространения большинства видов тюльпана находится в Средней Азии, т. е. существенно южнее Москвы. По-видимому, в среднем коэффициент размножения тюльпана в Москве ниже той величины, которой он мог бы достигнуть в естественном ареале. Коэффициент размножения (черенками) у сортов георгины в Москве также значительно ниже возможностей этой культуры (рис. 53).

**Устойчивость к болезням.** Варибельность признака от 2 до 27% предопределяет репрезентативный объем выборки от 5 до 112 клубней или луковиц (табл. 45, раздел 18). Для рядов распределения вариант по этому признаку характерна в слабой (рис. 54, а), средней (рис. 55) или сильной степени (рис. 54, б) отрицательная асимметрия, которую можно считать указанием на то, что состояние луковиц тюльпана и гладиолуса в хранении и открытом грунте Москвы лучше, чем она могла бы быть при естественном произрастании этих видов. Одной из причин этого факта может быть применение специальных мер защиты посадочного материала от болезней и вредителей посредством обработки различными химикатами и сушки луковиц, что показывает достаточную эффективность этих мер защиты.

В результате приведенного анализа распределений и данных из табл. 45 можно сделать вывод, что значения большинства признаков растений, находящихся в основной или срединной (наи-

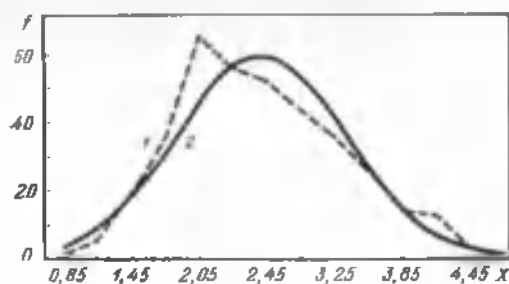


Рис. 52. Нормальное распределение (2) особей тюльпана гибридного по величине коэффициента размножения ( $x$ )

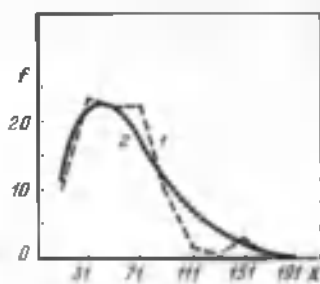


Рис. 53. Распределение Джонсона типа  $S_L$  (2) особей георгины культурной по величине коэффициента размножения ( $x$ )

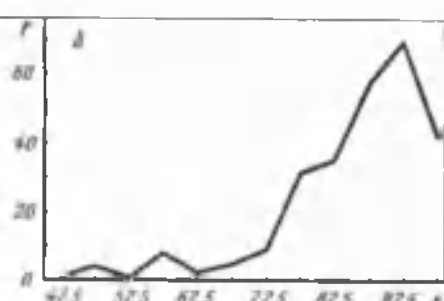
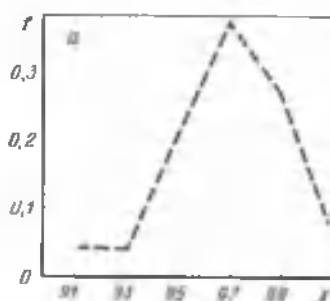
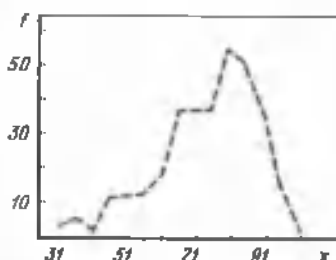


Рис. 54. Эмпирическое распределение сортов тюльпана гибридного по величине ( $x$ ) их устойчивости (в %) к болезням в клубнехранилище (а) и в открытом грунте (б)

Рис. 55. Эмпирическое распределение сортов гладиолуса по их устойчивости (в %) к болезням в клубнехранилище



более продолжительной) фазе онтогенеза и произрастающих в условиях, близких к естественным, — распределяются по нормальному закону, или с ясно выраженной тенденцией к нему. Степень отклонения эмпирического распределения значений какого-либо признака от нормального характеризует и степень отклонения данного состояния этого признака от естественного (от его нормы) или от тех значений данного признака, которые присущи основной фазе онтогенеза растения. Таким образом, изучая эмпирическое распределение значений одного из признаков некоторой, достаточно репрезентативной совокупности растений, можно судить о состоянии большинства особей в этой сово-



купности и тенденции изменения этого состояния. На состоянии особей и распределениях признаков отражаются: фаза онтогенеза, механические и агротехнические воздействия, такие, как деление и пересадка растений, меры защиты против болезней и вредителей, а также географическое происхождение интродуцированных растений, аномальный ход метеорологических факторов, фенофаза или время вегетативного периода, в который проводились измерения признака, а также многие другие подобные факторы. Количественным объективным критерием степени и, что особенно важно, направления отклонения состояния совокупности растений от нормального может служить коэффициент асимметрии. Чем больше абсолютная величина коэффициента асимметрии, тем больше отклоняется данное эмпирическое распределение от нормального и состояние растений — от их естественной нормы. Положительный знак коэффициента при отсутствии влияния каких-либо искусственно вызванных воздействий обычно указывает на начало процесса роста или развития. Например, молодые растения геленюма после деления образуют совокупность с положительной асимметрией распределения их по высоте (рис. 43), далее по мере подрастания в высоту растения в некоторый период времени распределяются по нормальному закону, а затем асимметрия распределения их по высоте становится отрицательной (рис. 42), вследствие того что подавляющее большинство растений достигло своей предельной высоты. Следовательно, отрицательный знак коэффициента асимметрии сопутствует признакам особей, развитие которых вступило во вторую половину своего естественного цикла. Отрицательная величина коэффициента асимметрии может указывать также на завершение данного процесса или на близость максимального предела изменения конкретного признака, возникающего по каким-либо естественным или искусственным причинам. Чтобы установить направление, в котором отклоняется данное распределение от распределения того же признака при естественном, нормальном состоянии особей или течении процесса, можно применить следующее правило: если пологая ветвь (хвост) кривой распределения находится справа, то оно отклонилось влево, а центр нормальности, следовательно, находится справа, а если пологая ветвь кривой находится слева, то центр нормальности распределения данного признака находится слева. Иными словами, центр нормальности распределения находится всегда на стороне пологой ветви кривой асимметричного распределения.

Указанные свойства распределений, по-видимому, присущи не только биологическим, но и другим явлениям и процессам, в частности, например, аналогичные факты отмечены в социально-экономических явлениях [Суслов, 1970; Дружинин, 1971].

## Построение шкал балльной оценки

В биологии и многих других областях научной и производственной деятельности для качественной оценки состояния объектов нередко используют различные шкалы, которые представляют собой последовательный ряд баллов или аналогичных им словесных выражений. Примерами могут служить шкалы оценки знаний, шкалы зимостойкости деревьев и кустарников, оценки повреждаемости растений вредителями и болезнями, качества различных сельскохозяйственных и промышленных изделий, антропометрических, медицинских признаков и многие другие. Разработка каждой отдельной шкалы вызывается конкретными потребностями, поэтому, а также из-за отсутствия соответствующих теоретических принципов наблюдается большое разнообразие в способах балльной оценки объектов. Анализ некоторых шкал автором [Зайцев, 1964; Зайцев, Демидова, 1969], а также расчеты шкал оценки различных признаков декоративных растений выявили, что при построении шкал балльной оценки следует принимать во внимание следующие положения.

1. Направление возрастания последовательности баллов шкалы должно логически соответствовать ее названию, как это, например, имеет место в шкале оценки знаний, где меньшим и большим знаниям соответствует меньший (1) и больший (5) баллы. Однако встречаются шкалы, в частности для оценки зимостойкости растений, в которых наибольшей зимостойкости соответствует наименьший балл и наоборот. Такие шкалы более правильно было бы называть шкалами незимостойкости.

2. Наиболее трудным в теории построения шкал считается обоснование числа баллов в шкалах. По-видимому, наиболее подходящим для применения в данном случае является понятие числа классов из математической статистики.

Правильно назначенный классовый интервал во взвешенных вариационных рядах позволяет не только более точно выявить особенности распределения вариант в изучаемой совокупности, но и при построении различных шкал оценки количественных признаков предметов и явлений помогает объективно назначить число и величину интервалов шкалы. Существуют следующие способы определения классовых интервалов.

В результате опыта работы по составлению взвешенных рядов установлено, что приемлемое число классов ряда заключается в пределах от 7 до 15 и в большинстве случаев достаточно разбить выборку на 9—10 классов. При большем объеме выборки принимают и большее число классов. Классовый интервал при этом находят по формуле

$$c = \frac{x_N - x_1}{k - 1},$$

где  $c$  — классовый интервал;  $x_N$  — максимальная и  $x_1$  — минимальная варианты данной выборки;  $k$  — число классов, назна-

чаемое произвольно или в приближенном соответствии с объемом выборки.

Согласно правилу Стерджеса [Kendall, Buckland, 1957] объем ограниченной совокупности ( $N$ ) может быть выражен через число классов:

$$N = 2^{k-1}, \text{ откуда } \ln N = (k-1) \ln 2; \quad k-1 = \frac{\ln N}{\ln 2}.$$

Подставляя последнее выражение в предыдущую формулу, получим:

$$c = \frac{\ln 2 (x_N - x_1)}{\ln N} \text{ или } c = \frac{\lg 2 (x_N - x_1)}{\lg N},$$

где  $\ln 2 = 0,69314$ ,  $\lg 2 = 0,30102$ .

Число классов принимают также равным корню квадратному из объема выборки [Доерфель, 1969], откуда классовый интервал следует рассчитывать по формуле

$$c = \frac{x_N - x_1}{\sqrt{N} - 1},$$

где обозначения те же. Интервалы по этой формуле получаются меньшими по сравнению с другими формулами, и число классов поэтому иногда бывает неоправданно большим.

Когда параметры совокупности (с распределением, близким к нормальному) известны хотя бы приблизительно, интервал для десятиклассового ряда можно вычислить по формуле

$$c = \frac{6\sigma}{10},$$

где  $\sigma$  — среднее квадратическое отклонение. Л. Клемм и др. [1971] рекомендуют при известных параметрах выборки формулу

$$c = \frac{3Mv}{1000},$$

где  $M$  — средняя арифметическая,  $v$  — коэффициент вариации. Нетрудно видеть, что в этой формуле

$$c = \frac{3M \cdot 100\sigma}{1000 \cdot M} = \frac{3\sigma}{10},$$

что при распределении, близком к нормальному, дает около 20 классов. Такое число классов очень редко бывает целесообразным для дальнейшей обработки.

В результате опыта работы со 180 взвешенными вариационными рядами распределения различных признаков растений оказалось, что наиболее подходящее число классов (в среднем оно

бывает 10—12) обычно дает расчет по формуле

$$c = \frac{x_N - x_1}{\lg N} \cdot \lg 2$$

(обозначения см. выше).

При известных параметрах выборки целесообразно пользоваться формулой  $c = \frac{6\sigma}{10}$ , которая дает 10 классов.

Основным критерием правильности выбора числа классов является верная передача типа распределения частот данной совокупности: без излишних мешающих подробностей, что является следствием слишком большого числа классов, и без чрезмерного упрощения, что бывает при недостаточном числе классов.

3. Интервалы вариационного ряда делают обычно равными. Однако баллы многих шкал имеют неравномерное количественное содержание, которое часто увеличивается с каждым баллом в сторону усиления признака. В некоторых случаях сначала интервал увеличивается, а затем симметрично уменьшается. В связи с этим возможно применение двух следующих структур шкал.

Хотя неравномерное количественное содержание баллов почти всегда устанавливали, не руководствуясь каким-либо теоретическим обоснованием, в этом факте, вероятно, находит свое применение психофизический закон Фехнера [Fechner, 1860], согласно которому сила ощущения каких-либо раздражителей изменяется в арифметической прогрессии, если сила явления, вызывающего раздражение, изменяется в том же направлении в геометрической прогрессии. К этому закону близок по своему биологическому значению и математическому выражению закон Митчерлиха [Walter, 1924], который в общей форме моделирует силу реакции растения на воздействие некоторого фактора внешней среды, что позволяет видеть нечто общее в обоих законах и допускает существование более широкой сферы их применения.

В связи с указаниями на возможности более широкого применения таксономического анализа Е. С. Смирнова, С. П. Расницын [1965] также отмечает, что результат анализа зависит от выбора шкалы баллов. Использование арифметической шкалы нецелесообразно, так как в ней различия при большой численности приобретают значительно большие значения, чем пропорционально равные им различия при небольшой численности. Правильнее пользоваться логарифмической шкалой, устраняющей эти искажения, пример которой приводит Расницын в названной работе.

Используя закон Фехнера, количественное содержание баллов шкалы с достаточным для практики приближением можно рассчитать по правилу геометрической прогрессии, исходное значение для построения которой определяется последним членом ( $n$ ), начальным членом ( $a$ ), числом членов ( $k$ ) и знаменателем

прогрессии ( $d$ ):

$$\lg d = \frac{\lg n - \lg a}{k - 1}$$

Далее будет приведен пример расчета шкалы со структурой геометрической прогрессии.

В качестве другой структуры шкалы, когда интервалы между границами баллов сначала увеличиваются, а затем симметрично уменьшаются, используют шкалу Кристя [Сепетлиев, 1968]. В этом случае совокупность дат изучаемого признака делится на группы, имеющие следующее количественное содержание в процентах от всего объема совокупности: 3, 7, 15, 50, 15, 7, 3 или 3, 7, 15, 50, 85, 93, 97, 100%. Последний ряд указывает границы шкалы, которая является, таким образом, восьмибалльной. Далее будет приведен пример расчета шкалы Кристя.

4. Для определения границ баллов шкалы и для выбора начала ее отсчета важное значение имеет понятие порога чувствительности, интервала безразличия [Игнатьев, 1951] или предела осязаемости, которое в терминах математической статистики можно считать уровнем значимости. В дополнение к трем стандартным уровням значимости:  $W_1 = 5\%$ ,  $W_2 = 1\%$ ,  $W_3 = 0,1\%$  для построения шкал целесообразно ввести еще один уровень значимости  $W_0 = 10\%$ , при котором за интервал безразличия, или допускаемую ошибку, принимается  $10\%$ ; это также та меньшая разница в величинах, которую в среднем еще надежно улавливают при глазомерных наблюдениях биологических объектов. Более точно интервал безразличия в каждом конкретном случае нетрудно определить специальными опытами.

**Процентильные шкалы.** Распределение вариант изучаемой совокупности по процентным группам в соответствии с выбранной структурой шкалы удобно производить способом процентилей по формуле

$$x^0 = L + \frac{(i - f_p^0)c}{f_p}$$

где  $x^0$  — процентили в фактических числах;  $L$  — нижняя (меньшая) граница процентильного класса;  $f_p^x$  — сумма частот до процентильного класса;  $c$  — классовый интервал;  $i$  — порядковый номер процентильной варианты;  $f_p$  — частота процентильного класса.

В качестве примера рассчитаем шкалу оценки величины соцветий у нивяника (*Leucanthemum vulgare*) для сортооценки этого декоративного растения; этапы расчета следующие.

1. В табл. 46 приводится ряд распределения 500 соцветий по их диаметру. Число классов было найдено по формуле

$$c = \frac{x_N - x_1}{k - 1}$$

Таблица 46. К вычислению процентилей

Диаметр соцветий, мм	Частоты $f$	Ряд накопленных частот $f^{\Sigma}$	Положение процентильной вариант $x_i$
30—43	2	2	—
44—57	29	31	$x_{1\%}$
58—71	119	150	$x_{2\%}, x_{10\%}$
72—85	171	321	$x_{20\%}$
86—99	121	442	$x_{30\%}$
100—113	42	484	$x_{40\%}$
114—128	16	500	$x_{45\%}$
$c = 14$	$N = 500$	$k = 7$	

2. За основу построения шкалы сначала примем структуру Крестля с изменением; вместо 7 и 15% возьмем соответственно 10 и 25%, так что процентное распределение вариант по градациям шкалы будет таким: 3, 10, 25, 50, 25, 10, 3, или нарастающим итогом 3, 10, 25, 50, 75, 90, 97.

Найдем номера процентильных вариант  $x_i$ , где  $i$  определяется из выражения

$$i = \frac{NP_0}{100},$$

где  $i$  — номер процентильной варианты;  $N$  — объем совокупности;  $P^0$  — процентное выражение процентиля.

Для данного случая:  $i = \frac{500}{100} \cdot P^0 = 5P^0$ , откуда  $i_3 = 5 \cdot 3 = 15$ ;

$i_{10} = 5 \cdot 10 = 50$ ;  $i_{25} = 5 \cdot 25 = 125$ ;  $i_{50} = 5 \cdot 50 = 250$ ;  $i_{75} = 5 \cdot 75 = 375$ ;  
 $i_{90} = 5 \cdot 90 = 450$ ;  $i_{97} = 5 \cdot 97 = 485$ .

3. Для каждого номера процентильной варианты отыщем класс, в котором она должна находиться. Удобно это делать с помощью ряда накопленных частот, который составлен в столбце 3 табл. 46. Вариант  $x_{1\%}$  находится в классе 44—57,  $x_{10\%}$  — в классе 58—71 и т. д., как указано в столбце 4. Распределение процентильных вариант по классам нужно для того, чтобы определить начало процентильного класса  $L$  и прочие данные для расчета.

4. Расчет процентиля в фактических числах ведется следующим образом. Для  $P^0 = 3\%$  процентильная вариант  $x_{3\%}$  находится в классе 44—57, следовательно,  $L = 44$ ;  $i = 15$ ;  $f_p^2 = 2$ ;  $c = 14$ ;  $f_p = 29$ , откуда

$$x_{3\%}^0 = 44 + \frac{(15 - 2) \cdot 14}{29} = 50,276; \quad x_{10\%}^0 = 58 + \frac{(50 - 31) \cdot 14}{119} = 60,235;$$

$$x_{25\%}^0 = 58 + \frac{(125 - 31) \cdot 14}{119} = 69,059; \quad x_{50\%}^0 = 72 + \frac{(250 - 150) \cdot 14}{171} = 80,187;$$

$$x_{75\%}^0 = 86 + \frac{(375 - 321) \cdot 14}{121} = 92,248;$$

$$x_{90}^0 = 100 + \frac{(450 - 422) \cdot 14}{121} = 102,67;$$

$$x_{97}^0 = 114 + \frac{(485 - 484) \cdot 14}{16} = 114,88.$$

5. Округляя полученные проценти до практически применяемой точности, получим искомую шкалу сортооценки нивяника по диаметру соцветий, составленную по процентилям Кристля:

Балл	Диаметр соцветий, мм	Количество соцветий с данным диаметром в общей совокупности, %	Балл	Диаметр соцветий, мм	Количество соцветий с данным диаметром в общей совокупности, %
1	0—49	3	5	80—91	25
2	50—59	7	6	92—101	15
3	60—69	15	7	102—114	7
4	70—79	25	8	115 и выше	3

Если окажется, что рассчитанная шкала слишком детально, ее можно упростить за счет попарного объединения баллов. Вместо структуры Кристля, когда необходимо рассчитать шкалы с иным числом баллов, возможно применение следующих рядов процентилей: 10, 25, 50, 75, 90, (6-балльная шкала); 1, 3, 10, 25, 50, 75, 90, 97, 99 (10-балльная шкала); 1, 3, 10, 15, 25, 50, 75, 85, 90, 97, 99 (12-балльная шкала). Промежуточные, нечетные по числу баллов шкалы можно получить отбрасыванием одного из крайних процентилей.

**Шкалы на основе геометрической прогрессии границ баллов.** Как ранее указывалось, при определении числа баллов шкалы можно руководствоваться первой из приведенных выше формул, по которой находят число классов взвешенных рядов вообще, а при назначении конкретных границ баллов можно использовать принцип геометрической прогрессии. Принимая за основу два этих принципа, вместо структуры Кристля, рассчитаем другую шкалу сортооценки соцветий нивяника.

1. Число баллов определялось при составлении вариационного ряда по первой формуле.

2. При помощи геометрической прогрессии надлежит построить ряд процентилей, который определит границы баллов. Значение  $n$  (см. формулу с. 203) берется в процентах в зависимости от формы кривой распределения. Если кривая распределения двускатная, то  $n=50\%$ , так как рассчитывается лишь половина процентилей шкалы, а вторая половина процентилей ряда принимается симметрично первой, причем  $k$  следует взять равным ближайшему четному числу. Если кривая распределения односкатная, то процентилями можно рассчитывать сразу на всю шкалу при  $n=100\%$  и без изменения  $k$  до ближайшего четного числа.

Рассчитаем две шкалы: сначала для ряда с двускатной кривой распределения частот (диаметр соцветий нивяника), затем

для ряда с односкатной кривой распределения (число детки на одну луковицу у гладиолуса, рис. 51).

1. Число классов ряда распределения диаметров соцветий нивяника, определенное ранее,  $k=7$ . Примем  $k=8$ , как ближайшее к четному числу, следовательно, число баллов в искомой шкале будет также равно 8.

2. Интервал безразличия, или первый член геометрической прогрессии, возьмем  $a=2\%$ .

3. Последний член прогрессии  $n=50\%$ , так как рассчитываем шкалу по ряду с двускатной симметричной кривой распределения частот. Следовательно, шкала рассчитывается до половины ее баллов, поэтому  $0,5k=0,5 \cdot 8=4$ . Таким образом, все исходные данные получены и знаменатель прогрессии

$$l_g d = \frac{\lg 50 - \lg 2}{4 - 1} = 0,466; \quad d = 2,924.$$

Члены этой геометрической прогрессии получают последовательным умножением их на знаменатель  $d$ : 2; 5,848; 17,099; 49,997. Округляя полученные проценты и распространяя их симметрично на другую половину ряда, получим искомый ряд процентов: 2, 6, 17, 50, 83, 94, 98%, которые образуют структуру 8-балльной шкалы.

4. Подсчитав значение  $\frac{N}{100} = \frac{500}{100} = 5$ ; находим номера процентильных вариантов:

$$i_2 = 5 \cdot 2 = 10; \quad i_6 = 5 \cdot 6 = 30; \quad i_{17} = 5 \cdot 17 = 85;$$

$$i_{50} = 5 \cdot 50 = 250; \quad i_{83} = 5 \cdot 83 = 415; \quad i_{94} = 470; \quad i_{98} = 490.$$

5. Процентильная варианта  $x_{i_0}$  находится в классе 44—57 (табл. 46), где  $L=44$ ;  $i=10$ ;  $f_p^2=2$ ;  $c=14$ ;  $f_p=29$ , откуда

$$x_{i_2}^0 = 44 + \frac{(10 - 2) 14}{29} = 47,9.$$

Точно таким же образом вычисляются все остальные проценты:  $x_{i_6}^0 = 57,5$ ;  $x_{i_{17}}^0 = 64,4$ ;  $x_{i_{50}}^0 = 80,2$ ;  $x_{i_{83}}^0 = 96,9$ ;  $x_{i_{94}}^0 = 109,3$ ;  $x_{i_{98}}^0 = 119,3$ ; которые составляют границы баллов шкалы оценки размера соцветий нивяника, приводимой ниже.

Балл	Диаметр соцветий, мм	Количество соцветий с данным диаметром в общей совокупности, %	Балл	Диаметр соцветий, мм	Количество соцветий с данным диаметром в общей совокупности, %
1	0—48	2	5	81—97	33
2	49—58	4	6	98—109	11
3	59—64	11	7	110—119	4
4	65—80	33	8	120 и выше	2

Как видно, шкала, составленная по структуре геометрической прогрессии, более точно оценивает крайние отклонения диаметра соцветий (первый и восьмой баллы охватывают по



2% совокупности) и менее детально в оценке обычно встречающихся диаметров (центральные баллы по 33%), что можно считать преимуществом этой шкалы по сравнению со шкалой, построенной выше.

Рассчитаем шкалу по ряду с односкатной кривой распределения частот с применением структуры геометрической прогрессии процентилей на примере ряда из табл. 47.

Таблица 47. К расчету шкалы оценки гладилуса по числу детки на луковицу

Классы числа детки	Средины классов	Частоты	Накопленные частоты	Положения процентильных вариантов
0—9,9	5	193	193	49,6; 64,5; 84,3; 109,1; 138,9; 178,6
10—19,9	15	141	334	228,2 297,6
20—29,9	25	73	407	381,9
30—39,9	35	33	440	—
40—49,9	45	26	466	—
50—59,9	55	11	477	—
60—69,9	65	8	485	—
70—79,9	75	4	489	—
80—89,9	85	3	492	—
90—100	95	4	496	496,0
$k = 10$	$c = 10$	$N = 496$		

1. Число классов распределения количества детки на луковицу было установлено:  $k = 10$ .

2. Для расчета шкалы по рядам с односкатной кривой распределения частот, как указывалось выше, применяется формула геометрической прогрессии, в которой всегда  $n = 100\%$ , а шкала рассчитывается сразу для всего ряда в противоположность рядам с двускатной кривой распределения частот. В нашем примере  $n = 100\%$ , интервал безразличия возьмем  $a = 10\%$ ,  $k = 10$ , следовательно,

$$\lg d = \frac{\lg 100 - \lg 10}{10 - 1} = 0,111, \quad d = 1,291.$$

3. Умножая первый член  $a$  и все последующие на знаменатель  $d$ , получим ряд процентилей (с округлением до целых чисел): 10, 13, 17, 22, 28, 36, 46, 60, 77, 100%.

4. Номера процентильных вариантов следующие:

$$i_{10} = 496/100 \cdot 10 = 4,96 \cdot 10 = 49,60; \quad i_{13} = 64,48;$$

$$i_{17} = 84,32; \quad i_{22} = 109,12; \quad i_{28} = 138,88; \quad i_{36} = 178,56;$$

$$i_{46} = 228,16; \quad i_{60} = 297,60; \quad i_{77} = 381,92; \quad i_{100} = 496,00.$$

В столбце 5 табл. 47 указано, в каких классах находятся процентильные варианты, номера которых в таблице даются округленно.

5. Процентиль в фактических числах для  $i_{10}$ :

$$x_{10}^0 = 0 + \frac{(49,60-0) \cdot 10}{193} = 2,57.$$

Вычисляя остальные процентиля таким же образом, получим:

$$x_{15}^0 = 3,34; \quad x_{17}^0 = 4,37; \quad x_{20}^0 = 5,65; \quad x_{28}^0 = 7,20; \quad x_{30}^0 = 9,25; \\ x_{40}^0 = 12,49; \quad x_{50}^0 = 17,42; \quad x_{77}^0 = 26,56; \quad x_{100}^0 = 100,10.$$

Округляя полученные границы баллов, составим шкалу оценки сортов гладиолуса по количеству детки на луковичку.

Балл	Количество детки на луковичку	Растения с данным количеством детки на одну луковичку.	Балл	Количество детки на луковичку	Растения с данным количеством детки на одну луковичку.
		%			%
1	0—2,5	10	6	7,2—9,2	8
2	2,6—3,2	3	7	9,3—12,4	10
3	3,3—4,3	4	8	12,5—17,3	14
4	4,4—5,6	5	9	17,4—26,5	17
5	5,7—7,1	6	10	26,6—100	27

Если суммировать проценты в столбце 3, то результат будет несколько больше 100%, что объясняется округлением процентов до целого числа. Количество детки в шкале дается в дробных числах, так как оценка делается на основании средних величин.

Все вышерассмотренные шкалы были рассчитаны на основании эмпирических или фактических частот рядов распределений. Такие частоты нередко содержат случайные отклонения от общей тенденции их распределения. Для того чтобы по возможности освободить шкалу от влияния случайных отклонений, ее следует рассчитать по теоретической кривой распределения.

В заключение приводится пример расчета шкалы, построенной на основании теоретических частот ряда распределения соцветий нивяника по диаметру.

1. Число классов ряда, приведенного в табл. 48, принимаем  $k=8$ , с округлением до четного числа.

Таблица 48. Вычисление процентилей по частотам нормальной кривой (соцветия нивяника)

Классы, диаметр соцветий, мм	Частоты нормальной кривой	Ряд накопленных частот	Положение процентильных значений $x_i$
30—43	4,48	4,48	—
44—57	31,57	36,05	$x_{10} x_{10}$
58—71	106,14	142,19	$x_{25}$
72—85	170,38	312,57	$x_{50}$
86—99	130,58	443,15	$x_{75}$
100—113	47,76	490,91	$x_{90} x_{90}$
114—128	8,34	499,25	—
$c = 14$	$N = 499,25$	—	—

2. В качестве структурной основы шкалы возьмем проценти-ли, рассчитанные выше для этого же ряда по геометрической прогрессии: 2, 6, 17, 50, 83, 94, 98%.

3. Номера процентильных вариант, также вычисленные выше (округленно):  $i_2=10$ ;  $i_4=30$ ;  $i_{17}=85$ ;  $i_{50}=250$ ;  $i_{83}=415$ ;  $i_{94}=470$ ;  $i_{98}=490$ .

Положение процентильных вариант в ряду указано в столб-це 4 табл. 48.

4. По формуле вычисления процентилей были получены сле-дующие величины: 46,448; 55,317; 64,457; 80,859; 96,982; 107,871; 114,026. Округляя эти числа, по частотам нормальной кривой составим шкалу оценки соцветий нивяника по диаметру.

Балл	Диаметр соце- тий, мм	Количество соце- тий с данным диа- метром в общей совокупности, %	Балл	Диаметр соце- тий, мм	Количество соце- тий с данным диа- метром в общей совокупности, %
1	0—46	2	5	81—96	33
2	47—55	4	6	97—107	11
3	56—64	11	7	108—114	4
4	65—80	33	8	114 и выше	2

**К методике построения шкал оценок зимостойкости древес-ных растений.** Одним из важных методов изучения свойств ин-тродуцированных растений служат балльные оценки их зимо-стойкости. Существует много различных шкал оценки зимостой-кости растений. Большинство из них представляет собой после-довательный ряд баллов, число и фактические интервалы меж-ду которыми устанавливаются произвольно. Если принять во внимание также, что и сам процесс наблюдения по этим шка-лам ведется глазомерно, без помощи каких-либо даже простей-ших приборов, то станет ясно, что при такой методике исследо-ваний возможна потеря многой ценной информации. Подобные шкалы, не имеющие достаточного методического обоснования, широко применяются в растениеводстве для оценки заболелаяе-мости, общего состояния, кустистости, плодоношения, хозяйст-венной ценности и многих других признаков.

Учитывая тот факт, что большинство шкал оценки состояния растений не должно было бы строиться на основе одного како-го-либо признака (хотя и самого важного), для оценки зимо-стойкости, следуя традиции, здесь пока предлагается однопри-знаковая шкала. В основу шкал зимостойкости древесных ра-стений чаще всего берут степень обмерзания побегов после пе-резимовки, которую разделяют на баллы, вкладывая в них иногда грубо приближенное количественное содержание. Такой чисто интуитивный подход к построению шкалы оставляет без ответа вопросы о том, почему, например, при втором балле пре-дусматривается степень обмерзания  $a$  в %, а при третьем —  $b$  в %, а не какие-либо другие числа; и почему шкала разбита именно на  $n$  баллов, а не  $n \pm k$ .

В ряде случаев в шкалах оперируют трудноразделяемыми степенями качественных изменений, которые не имеют количественного содержания, что вносит слишком большую степень субъективности в оценки.

К построению более теоретически обоснованных шкал зимостойкости и некоторых других, которые относятся к оценке физиологического состояния растений, могут быть привлечены указанные выше закономерности.

Сравнительное изучение методами математической статистики двух шкал зимостойкости показало, что семибалльная шкала дает лучшее представление о природе изучаемого явления на одной и той же совокупности видов растений, чем пятибалльная шкала [Зайцев, 1964].

В применении к зимостойкости интервалом безразличия является наименьшая величина обмерзаемости, которую может отличить и зафиксировать наблюдатель. Интервал безразличия можно получить статистическими методами, путем специально поставленных опытов.

Таким образом, для построения шкалы зимостойкости необходимо: а) изучить статистическое распределение величин обмерзаемости побегов данной группы растений, чтобы получить обоснованное число классов шкалы, б) установить интервал безразличия по наблюдаемому признаку, в) пользоваться правилом геометрической прогрессии, определить количественное содержание классов или баллов шкалы.

Для примера рассчитаем 8-балльную шкалу оценки зимостойкости деревьев и кустарников в предположении, что статистическое распределение величин обмерзаемости побегов позволяет принять такое число классов. Интервал безразличия, или наименьшая величина обмерзаемости побегов, которую может фиксировать наблюдатель, в среднем равен 10%. Расчет количественного содержания баллов этой шкалы произведем по формуле геометрической прогрессии:  $N = ar^{n-1}$ , где  $N$  — последний член прогрессии, в нашем случае он равен 100% обмерзания и представляет собой наивысший восьмой балл шкалы;  $a$  — интервал безразличия, здесь равный 10%, который принимается за первый член прогрессии и первый балл шкалы;  $n$  — число баллов шкалы, равное 8.

Из формулы прогрессии требуется найти  $r$ , величину постоянного отношения членов прогрессии. Подставляя в формулу известные величины, получим  $100 = 10 \cdot r^{n-1}$ , откуда при помощи логарифмирования определим

$$\lg r = \frac{\lg N - \lg a}{n - 1} = \frac{\lg 100 - \lg 10}{8 - 1} = 0,142857; \quad r = 1,39.$$

Последовательно множим на  $r$  все члены прогрессии, получая количественное выражение баллов по обмерзанию побегов: 10; 13,9; 19,3; 29,9; 37,6; 52,0; 72,7; 100%. Округляя, получим более удобные для наблюдений интервалы шкалы зимостойкости в

Таблица 49. Вариационные ряды оценок зимостойкости древесных и кустарниковых видов по шкалам Редера (Р), Гурского (Г), Вольфа (В) и Лапина (Л)

Баллы зимостойкости (х)	Частоты и частости (y)							
	Р		Г		В		Л	
	Р	%	Г	%	В	%	Л	%
1	14	0,4	514	20,9	1118	29,6	158	48,9
2	201	5,5	227	9,3	709	18,8	106	32,9
3	182	5,0	349	14,3	668	17,7	10	3,1
4	441	12,1	301	12,3	503	13,3	13	4,0
5	1283	35,1	218	8,9	776	20,6	7	2,2
6	580	15,9	129	5,3	—	—	25	7,7
7	950	26,0	682	25,8	—	—	4	1,2
8	—	—	79	3,2	—	—	—	—
Сумма частот	3651	100,0	2449	100,0	3774	100,0	323	100,0
Коэффициент вариации (V), %	26,8		56,8		54,5		75,7	
Показатель точности опыта (P), %	0,4		1,1		0,9		4,2	

процентах обмерзания побегов по длине: 1 балл — 10%, 2 — 15, 3 — 20, 4 — 30, 5 — 40, 6 — 50, 7 — 70 и 8 балл — 100%.

Анализ статистических распределений оценок зимостойкости древесных растений по некоторым из существующих шкал зимостойкости приводится ниже. В табл. 49 приводятся вариационные ряды, составленные по работам А. Редера [Rehder, 1949], А. В. Гурского [1957], Э. Л. Вольфа [1917] и П. И. Лапина [Lapin, 1967]. В столбце 1 приводятся баллы зимостойкости вместе для всех четырех рассматриваемых шкал зимостойкости. Шкала Редера имеет 7 баллов, Гурского — 8 баллов, Вольфа — 5 баллов и Лапина — 7 баллов. Рядом с фактическими частотами распределений (столбцы 2, 4, 6, 8) приводятся их частости в процентах от общей суммы видов по каждой шкале зимостойкости. Все коэффициенты вариации, вычисленные по данным табл. 49 достоверны. Показатель точности опыта не выходит за пределы допускаемой нормы (5%) по каждому из четырех вариационных рядов. Косвенным показателем правильности составления шкал может служить степень их варьирования.

Наименьшее разнообразие имеют данные А. Редера, коэффициент вариации которых 26,8%. Баллы зимостойкости Редера показывают географические зоны, разграниченные изотермами среднегодовой минимальной температуры с леравными интервалами через 5, 10 и 15°С. Зависимость числа выживающих видов от балла зимостойкости графически представлена на рис. 5б.

Аппроксимация эмпирических данных логистической кривой, ранее применявшейся в подобных случаях [Зайцев, 1964], показывает, что зоны зимостойкости 2,5 Редера несколько велики по своей ширине, а зоны 3 и 6, напротив, уже, чем они могли

бы быть. Зоны 1, 4 и 7 имеют содержание, примерно отвечающее закону логистической кривой. Кривая аппроксимации (2) вычерчена по уравнению

$$y = \frac{980}{1 + 10^{2.4x - 0.78x^2}}$$

ошибка которого довольно велика, что не позволяет с удовлетворительной точностью прогнозировать число зимостойких видов в зависимости от зоны. Поэтому кривая (2) и ее уравнение здесь приводятся лишь для представления об общей тенденции данного явления;  $x$  — в этом уравнении обозначает номер зоны,  $y$  — число зимостойких видов.

Оценки зимостойкости, сделанные для 2449 видов по 8-балльной шкале Гурского, имеют значительный коэффициент вариации; они приведены в табл. 49, столбец 4. Шкала Гурского представляет собой последовательность ландшафтно-географических зон, разграниченных по комплексу различных и частью

Рис. 56. Зависимость числа зимостойких видов ( $y$ ) от баллов (номеров зон) шкалы зимостойкости А. Редера ( $x$ )

1 — эмпирическая линия регрессии, 2 — ее аппроксимация логистической кривой

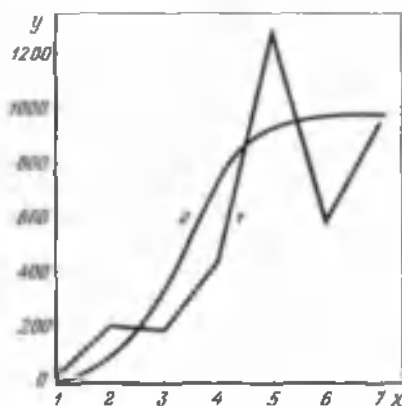
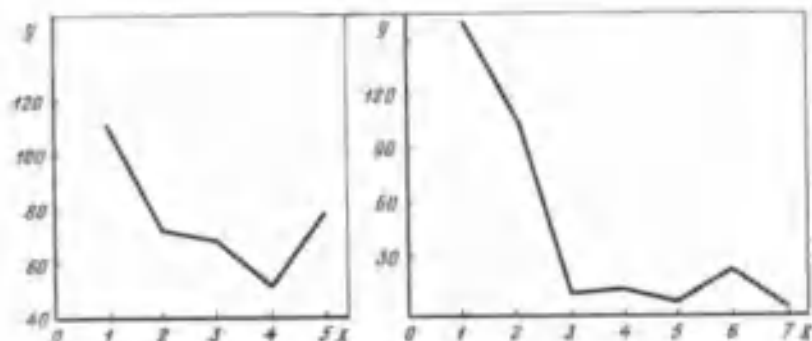


Рис. 57. Распределение интродуцированных в открытый грунт г. Ленинграда видов деревьев и кустарников по баллам шкалы зимостойкости Э. Вольфа

$x$  — баллы зимостойкости,  $y$  — число видов

Рис. 58. Распределение оценок зимостойкости видов деревьев и кустарников по шкале П. И. Лапина

$y$  — число видов интродуцированных в открытый грунт г. Москвы,  $x$  — баллы зимостойкости



неодинаковых признаков, без количественного их выражения. Число испытанных видов по зонам в сильной степени зависело от числа интродукционных учреждений в конкретных местностях. По указанным причинам в распределении видов по баллам зимостойкости шкалы Гурского закономерности уловить не удалось.

Рассмотренные две шкалы оценок зимостойкости Редера и Гурского построены по географическому принципу. От географических шкал зимостойкости, как их можно назвать, несколько отличаются физиологические шкалы зимостойкости, имеющие лишь опосредованную связь с географическими зонами; в основу этих шкал положено физиологическое состояние растений, в частности повреждаемость зимующих побегов. Примером физиологической шкалы оценок зимостойкости служит пятибалльная шкала Э. Л. Вольфа, по которой оценена зимостойкость большого числа растений — 3774 вида. На рис. 57 изображено распределение видов по баллам зимостойкости Вольфа. Значительная часть испытанных видов (29,6%) оказалась в Ленинграде зимостойкой, дальше с увеличением балла число видов снижается и снова возрастает на пятом, последнем балле. Отклонение числа видов пятого балла от общей закономерности можно объяснить тем, что балл 5 имеет более широкий объем по сравнению с предыдущими 3 и 4 баллами. Если рассмотреть аналогичную шкалу П. И. Лапина (рис. 58), то можно заметить, что введение дополнительных баллов сделало более закономерной кривую распределения видов по зимостойкости, однако небольшое возвышение кривой в области шестого балла может указывать на желательность сужения его границ и введения еще одного — восьмого балла.

Отметим, что географические шкалы оценок зимостойкости рекомендуется конструировать на основе равностоящих (по числу градусов температуры) изотерм; распределения оценок зимостойкости, полученных на основе географических шкал, являются не статистическими взвешенными рядами, а функциональными зависимостями числа выживающих видов от географической широты зоны (балла).

Физиологические шкалы зимостойкости дают совокупности оценок, которые можно представлять в виде статистических распределений; для физиологических шкал оценок зимостойкости типичным является уменьшение числа видов с увеличением степени их повреждаемости, что, по-видимому, может служить критерием правильности построения подобных шкал.

При расчете шкал оценок зимостойкости растений рекомендуется принимать число баллов в пределах 8—12.

В заключение кратко перечислим способы, которыми могут быть рассчитаны шкалы с несигмальными структурами.

1. На основе процентильной структуры Кристя: 3, 7, 15, 50, 15, 7, 3% или аналогичного ряда процентилей с произвольным их числом и, следовательно, числом баллов.

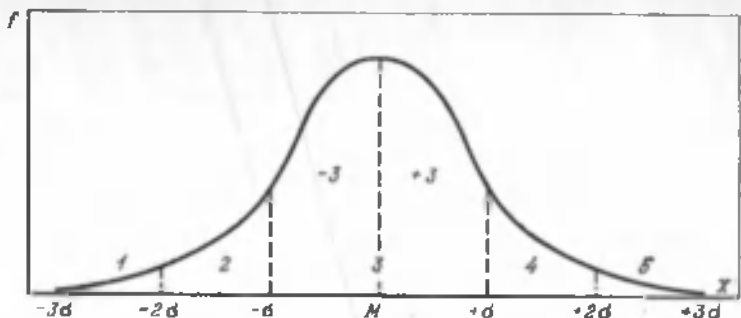


Рис. 59. Построение шкал на основе свойств нормальной кривой

$M$  — средняя арифметическая,  $d$  — среднее квадратическое отклонение, 1–5 — оценки по пятибалльной шкале 1, 2, –3, +3, 4, 5 — оценки по шестибалльной шкале

2. На основе ряда процентилей, образованного геометрической прогрессией, начиная от величины интервала безразличия, или уровня значимости. Число баллов определяется приведенными выше формулами:

а) для рядов с двускатной кривой распределения частот шкала рассчитывается для половины ряда, вторая половина образуется симметрично первой, число баллов (если оно нечетное) округляется до ближайшего четного числа;

б) для рядов с односкатной кривой распределения частот шкала рассчитывается сразу по всему ряду, число классов не изменяется.

3. Каждый из способов: 1, 2а, 2б, может быть применен двояко: к эмпирическим или теоретическим частотам данного ряда.

Если кривая эмпирических частот имеет большие неровности и заметные случайные отклонения, то ее рекомендуется выровнять любой подходящей кривой и шкалу рассчитывать по теоретическим значениям функции или частотам.

**Сигмальные монотипичные и политипичные шкалы. Монотипичные шкалы.** В отличие от всех структур шкал, рассмотренных выше, сигмальная структура шкал наиболее теоретически обоснована, так как исходит из свойств нормального распределения и общего свойства всех кривых, обладающих точками перегиба. Это свойство, или правило, заключается в том, что точки перегиба кривых, порядка второго и выше, отражают границы качественного изменения процесса, который аппроксимируют данные кривые. Кривая нормального распределения, в основном моделирующая процесс изменения величины отклонений вариант от средней, отражает также и те моменты, когда варианты настолько малы или настолько велики, что начинают делаться нетипичными для данной совокупности, хотя и остаются еще принадлежащими к ней. Эти моменты графически и аналитически отражаются на ходе кривой точками пере-



тиба:  $-\sigma$ ,  $+\sigma$ , единственными на каждой из ветвей симметричной нормальной кривой (рис. 59).

В рассматриваемом здесь аспекте необходимо также введение понятия типичности вариант, дат или любых объектов, из которых можно составлять статистические совокупности. При этом центру типичности, а также и нормы в терминах математической статистики будет соответствовать средняя данной совокупности или ее математическое ожидание, а основными границами типичности и нормы в обе стороны от средней является величина среднего квадратического отклонения ( $\pm\sigma$ ), а на графике — соответствующие точки перегиба нормальной кривой. В соответствии с установленной здесь исходной единицей, или квантом типичности ( $\sigma$ ), возможно построение шкал аномальности признаков с различным числом баллов.

Самая простая — альтернативная, или двухбалльная, шкала может быть построена с границами:  $x_i < M$ ,  $x_i > M$ , т. е. варианты классифицируются по признаку: больше или меньше средней. Трехбалльная шкала строится при классификации вариант на три группы:  $x_i < M - \sigma$ ,  $M - \sigma < x_i < M + \sigma$ ,  $x_i > M + \sigma$ . Границы четырехбалльной шкалы:  $x_i < M - \sigma$ ,  $M - \sigma < x_i < M$ ,  $M < x_i < M + \sigma$ ,  $M + \sigma < x_i$ . Пятибалльная шкала включает участки, обозначенные цифрами 1—5 около кривой на рис. 59. Отметим, что средний балл (3) в ней слишком велик по объему, так как включает в себя на основании свойств нормального распределения 68,3% всех вариант, т. е. объектов оценки. Оптимальной шкалой, наиболее соответствующей особенностям нормального распределения, вероятно, следует считать шестибалльную шкалу с границами:  $\pm\sigma$ ,  $\pm 2\sigma$ ,  $\pm 3\sigma$ , в обе стороны от средней ( $M$ ). Если учитывать также и участки кривой влево от  $-3\sigma$  и вправо от  $+3\sigma$ , то указанная шкала станет восьмibalльной. Однако такие объекты оценки, которые бы соответствовали этим двум крайним баллам, могут встретиться лишь очень редко. Шестибалльная шкала легко получается из приведенной пятибалльной делением слишком большого среднего балла (3) на два:  $-3$  и  $+3$  (рис. 59). Дальнейшее увеличение числа баллов шкалы может быть достигнуто уменьшением ее интервала: например, 12-балльная шкала может быть построена с интервалом через  $0,5\sigma$ ; с учетом значений меньше  $-3\sigma$  и больше  $+3\sigma$  эта шкала становится 14-балльной.

Не приводя теоретического обоснования, руководствуясь, видимо, интуитивными мотивами, Р. Мартин [Martin, 1928] тем не менее правильно применил сигмальные шкалы в антропологии. Приведем его семibalльную шкалу для оценки развития человека, которая может найти в ряде случаев и более широкое применение: 1) необычайно хорошее развитие: от  $\infty$  до  $M + 2,5\sigma$ ; 2) очень хорошее: от  $M + 2,5\sigma$  до  $M + 1,5\sigma$ ; 3) хорошее: от  $M + 1,5\sigma$  до  $M + 0,5\sigma$ ; 4) среднее: от  $M + 0,5\sigma$  до  $M - 0,5\sigma$ ; 5) плохое: от  $M - 0,5\sigma$  до  $M - 1,5\sigma$ ; 6) очень плохое: от  $M - 1,5\sigma$  до  $M - 2,5\sigma$ ; 7) необычно плохое: от  $M - 2,5\sigma$  до 0.

Шкала, в основу которой положено симметрично эмпирическое распределение вариантов, обладает свойством также и симметрии типичности относительно ее центрального балла. Чем более симметрична кривая эмпирического распределения, тем ближе к центру шкалы находится средняя арифметическая этого распределения и, следовательно, центр типичности. Напротив, у асимметричных распределений дат центр типичности и его границы ( $\pm\sigma$ ) смещены в соответствии со степенью асимметрии, но метод построения сигмальных шкал остается при этом таким же, как и у симметричных распределений.

**Политипичные шкалы.** Все биологические объекты, как правило, многопризнаковые, поэтому для их оценки предпочтительнее применять политипичные шкалы. Сигмальные шкалы дают также возможность построить теоретически обоснованную политипичную шкалу оценки объектов по многим признакам в отличие от рассмотренной выше монотипичной шкалы, предназначенной для оценок по одному признаку. В главе 2 приведено обоснование и даны два примера расчета политипичных шкал на основе показателей  $\Phi$  и  $\Phi_1$ , посредством которых из двух больших совокупностей идентифицированы и отобраны типичные по фенологии травянистые (для Москвы) и древесные (для Ленинграда) виды и составлена шкала оценки фенологической атипичности травянистых многолетников в Москве. Сигмальные политипичные шкалы в силу своей органичной (благодаря универсальности нормального распределения) связи, в частности с объектами живой природы, могут найти применение для классификации любых объектов, репрезентативные совокупности значений признаков которых выражены количественно, в том числе в различных отраслях ботаники. Если такая классификация связана с принципиальными теоретическими вопросами науки, то возникает необходимость в биологическом обосновании применения метода политипичной сигмальной шкалы. Так, например, для целей систематики вполне заслуживает практического испытания один из принципов филогенеза, изложенный В. Л. Комаровым [1908], который считал, что у более древних систематических групп характерные признаки выражены более неопределенно и более близки к признакам других родственных групп, чем у сравнительно молодых таксонов. Эта идея вполне может быть положена в основу алгоритма классификации посредством политипичной сигмальной шкалы. Иначе говоря, в понятиях математической статистики чем ближе вид по комплексу признаков к средней арифметической для данного рода, тем более древним он считается. Следовательно, применяя показатель атипичности  $\Phi$  (см. главу 2), можно попытаться создать естественную классификацию и систему видов внутри рода или другого таксона, а также найти филогенетически наиболее древний родоначальный вид.

Попыток создания систем комплексных оценок различных объектов в литературе приводится довольно много, большинст-

во из них по тем или иным причинам не содержит достаточных оснований для того, чтобы рекомендовать их применение в ботанике. Отметим лишь три работы, более близкие к вопросам, рассматриваемым здесь. Метод комплексной оценки сортов и селекционного материала, при котором применяются весовые или поправочные коэффициенты и нормализация совокупности различных показателей путем представления их в долях от средних, был предложен А. Бойковым [1973]. Метод комплексной оценки результатов сортоиспытания в баллах, более детально и точно отражающий отношение культиватора к производственным и биологическим признакам декоративных растений, разработан В. Н. Быловым [1976].

Для комплексной оценки экономических объектов А. М. Длин [1975] предложил метод децисигмальных оценок, при котором используется нормирование показателей посредством выражения их величин в десятых долях средних квадратических отклонений. Аналогичный метод был предложен Ю. Л. Поморским [1930] для антропологических объектов.

Два примера применения показателя атипичности для политипичной оценки травянистых многолетников и древесных видов даются в главе 2.

В заключение раздела о сигмальных шкалах приведем еще два примера пользования полтитипичными сигмальными шкалами для оценки типичности 28 сортов гелениума по их морфологическим и фенологическим признакам посредством показателя аномальности  $\Phi_1$ .

В табл. 44 указаны средние арифметические измерения по достаточно репрезентативным выборкам высоты растений, числа соцветий на них, диаметра соцветий и числа побегов на особи у 22 сортов гелениума осеннего в двух состояниях: после деления растений с пересадкой и без деления растений и пересадки. В столбце 1 ниже названия сорта приведены показатели  $\Phi_1$ , вычисленные для делившихся растений (слева) по формуле

$$\Phi_1 = \frac{\frac{x - 93,9}{21,24} + \frac{y - 126}{74} + \frac{z - 56,8}{7,28}}{3},$$

и неделившихся растений (справа) по формуле

$$\Phi_1 = \frac{\frac{x - 142,4}{19,39} + \frac{y - 418}{190} + \frac{z - 50,4}{4,52} + \frac{u - 6,8}{2,75}}{4},$$

где  $x, y, z, u$  взяты из столбцов 3 и 6 табл. 44; из них вычитали соответствующие для этих признаков средние по данной совокупности сортов и делили на соответствующие среднеквадратические отклонения. Результаты вычислений показывают (столбец 1), что в состоянии после пересадки для данной совокупности наиболее типичен сорт 'Rohhaut' ( $\Phi_1 = 0,003$ ), а в неделившемся состоянии — сорт 'Moerheim Beauty' ( $\Phi_1 = -0,005$ ). Со-

Таблица 50. Фенология сортов гелинума осеннего \*

Сорта <i>Helianthus autumnale</i>	$\Phi_1^0$	Число лет наблюдений	Начало отрастания (а)	Начало цветения (б)	Конец цветения (с)	Созревание семян (д)	Продолжитель- ность цветения (е)	$\Phi_1$ показатель аворальности	Балл
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Altgold	0,724	21	19. IV 49,56	7. VIII 159,7	16. IX 200,0	23. IX 206,78	43 43,31	—0,622	7
Altgoldriese	0,933	5	20. IV 51,0	24. IV 146,0	21. IX 204,5	1. X 214,5	59 58,5	—0,0587	8
Augustsonne	0,892	20	19. IV 49,69	5. VIII 158,07	24. IX 208,08	27. IX 210,89	53 52,58	0,214	8
Biedermeler	0,827	16	18. IV 49,33	1. VIII 153,79	22. IX 205,54	27. IX 210,55	52 51,54	—0,185	8
Bishop	—0,015	2	12. IV 43,0	13. VIII 166,0	26. IX 210,0	30. VIII 183,0	63 63,0	—0,122	8
Chipperfield Orange	1,568	9	22. IV 53,0	24. VII 145,57	23. IX 207,9	20. VIII 173,0	76 76,25	0,333	9
Die Blondie	0,855	5	21. IV 52,33	31. VII 152,75	24. IX 207,67	27. IX 211,0	54 54,33	0,337	9
Gartensonne	0,811	21	20. IV 50,47	1. VIII 153,5	19. IX 203,43	21. IX 204,78	51 51,14	—0,299	7
Glotauge	0,917	21	19. IV 50,125	1. VIII 153,83	22. IX 205,5	23. IX 207,22	54 53,72	—0,0694	8
Goldfucks	0,860	21	20. IV 50,723	31. VII 152,63	23. IX 206,92	21. IX 205,13	54 53,46	—0,00339	8
Goldfucksröhe	0,799	14	18. IV 48,5	25. VII 143,33	23. IX 206,82	22. IX 205,5	57 56,46	—0,491	7
Goldlackzweig	0,857	21	19. IV 50,412	29. VII 150,89	21. IX 204,81	23. IX 207,3	55 54,63	—0,159	8
Granatstern	0,874	21	18. IV 48,47	29. VII 150,65	26. IX 209,67	22. IX 206,0	60 59,8	0,0842	8
Herbstrot	0,910	21	18. IV 49,0	30. VII 152,18	27. IX 210,8	24. IX 207,67	59 59,4	0,279	9
Katharina	0,806	20	18. IV 48,5	31. VII 152,53	22. IX 205,62	23. IX 206,5	54 54,39	—0,275	7

Kokarde	0,906	14	19, IV 50,0	2, VIII 154,69	26, IX 210,27	22, IX 260,13	56 56,27	1,09	10
Kugelsonne	0,863	5	20, IV 51,0	3, VIII 155,67	27, IX 211,0	26, IX 210,0	55 55,33	0,529	9
Kupfersprudel	0,663	3	18, IV 49,0	27, VII 148,5	19, IX 202,5	10, IX 194,0	54 54,0	-0,757	6
Lichtgöttin	0,818	14	18, IV 48,46	31, VII 152,46	22, IX 205,55	20, IX 203,86	57 57,0	-0,311	8
Moschelm Beauty	0,696	10	16, IV 47,17	25, VII 146,63	18, IX 202,34	14, IX 198,33	57 57,0	-0,867	6
Riverston Beauty	0,825	10	19, IV 50,0	31, VII 153,0	19, IX 203,2	21, IX 204,67	54 54,0	-0,282	7
Rothaut	0,942	21	20, IV 50,65	31, VII 153,28	25, IX 208,64	24, IX 207,8	58 58,22	0,327	9
Spätgoldkuppel	0,978	9	20, IV 51,125	10, VIII 163,13	28, IX 211,86	4, X 217,5	49 48,72	0,750	10
Septembersonne	0,976	21	19, IV 49,572	10, VIII 162,86	30, IX 213,9	29, IX 213,0	54 54,1	0,823	10
Sommersonne	0,829	9	17, IV 48,33	30, VII 151,89	23, IX 206,72	19, IX 203,17	58 58,43	-0,154	8
Sonnenberg	0,764	21	18, IV 48,56	3, VIII 156,19	20, IX 204,31	19, IX 202,63	51 51,39	-0,372	7
Superbe	1,022	5	20, IV 51,0	27, VII 149,25	25, IX 209,0	5, X 218,67	60 60,33	0,465	9
Турка	0,801	15	17, IV 48,4	3, VIII 155,83	20, IX 204,29	22, IX 206,0	53 53,43	-0,283	7
Средняя	—	—	49,55	153,39	206,78	207,13	55,74	—	—
Дисперсия	—	—	3,3998	27,788	10,684	194,56	31,458	—	—
Среднее квадратическое отклонение	—	—	1,844	5,27	3,27	13,95	5,61	—	—
Коэффициент вариации	—	—	3,72	3,44	1,58	6,74	10,1	—	—

\* Наблюдения проводились в период с 1949 по 1970 г. в отделе цветоводства Главного ботанического сада АН (СССР) (Москва). В столбце I приведены значения индекса инферильности по отношению к совокупности из 1354 ма-

дов и сортов травянистых многолетников (Ф,Р), а в столбце II — по отношению к группе сортов гелянума, в столбце III — баллы по шкале от 1 до 10 в соответствии с табл. 51.

ответственно для этих же двух состояний наиболее отклоняются от средних типичная форма 'Turica' ( $\Phi_1 = 1,363$ ) и сорт ('Katharina' ( $\Phi_1 = 1,238$ ), которые тем самым представляют больший интерес для селекции, чем остальные сорта, так как они имеют больше шансов дать новые формы ввиду их выраженной способности давать значительные отклонения от общесортовой (для гелениума осеннего) нормы.

Политипичная оценка 28 сортов гелениума осеннего по 5 фенологическим признакам посредством показателя  $\Phi_1$  вычислялась для каждого сорта по формуле

$$\Phi_1 = \frac{a - 49,55}{1,844} + \frac{b - 153,39}{5,27} + \frac{c - 206,78}{3,27} + \frac{d - 207,13}{13,95} + \frac{e - 55,74}{5,61}$$

где  $a, b, c, d, e$  — фенологические даты сортов из табл. 50, где они приведены в форме обычных календарных дат (верхний ряд) и в виде числа дней от 1 марта (нижний ряд). В конце табл. 50 даны средние арифметические и сигмы, указанные в формуле.

Сравнивая показатели атипичности в столбце 8, видим, что наиболее типичен по фенологии сорт 'Coldfucks' ( $\Phi_1 = -0,00339$ ); а более других отклоняется от нормы сорт 'Kokarde' ( $\Phi_1 = 1,09$ ), фенофазы которого более запаздывают по сравнению с другими сортами, следовательно, имеются некоторые шансы вывести на его основе новый поздноцветущий сорт, что очень актуально в селекции сортов гелениума.

Оценку комплексного показателя атипичности  $\Phi_1$  можно производить по 15-балльной шкале, приведенной в табл. 51. Это наиболее подробная шкала, которая позволяет детально дифференцировать объекты изучения по сравнительно небольшим их отклонениям от интервала типичности ( $M \pm \sigma$ ), который в обозначениях шкалы из табл. 51 определен границами от 1,24 до -1,25. Менее детальная семибалльная шкала приведена в табл. 52, где норма определена границами от 1,5 до -1,49 (3, 4, 5 баллы). Оценивая типичность фенологических признаков сортов гелениума осеннего (табл. 50) по 15-балльной шкале, видим, что все сорта по величине показателя  $\Phi_1$  находятся в пределах нормы, хотя и различаются между собой. Шкала из табл. 51 дает возможность дифференцировать сорта и в пределах нормы. Так как фенофазы многолетников в подавляющем большинстве случаев связаны между собой положительной корреляцией [Зайцев, 1978], то можно утверждать, что показатель  $\Phi_1$  характеризует в общем ранее или позднее наступление фенофаз по сорту. Следовательно, в соответствии с величиной  $\Phi_1$  (столбец 9 табл. 50) получим возможность распределить по баллам шкалы сорта гелениума соответственно срокам роста и развития: 6 — очень ранние, 7 — ранние, 8 — средние, 9 — поздние, 10 — очень поздние, что полностью соответствует реально-

Таблица 51. Границы классов распределения нормированного отклонения  $t$  и 15-балльная шкала для оценки показателя аномальности  $\Phi$ ,

Балл	Границы		Средняя класса	Балл	Границы		Средняя класса	Балл	Границы		Средняя класса
	левая	правая			левая	правая			левая	правая	
15	3,75	3,25	3,5	10	1,24	0,75	1	5	-1,26	-1,75	-1,5
14	3,24	2,75	3	9	0,74	0,25	0,5	4	-1,76	-2,25	-2
13	2,74	2,25	2,5	8	0,24	-0,25	0	3	-2,26	-2,75	-2,5
12	2,24	1,75	2	7	-0,26	-0,75	-0,5	2	-2,76	-3,25	-3
11	1,74	1,25	1,5	6	-0,76	-1,25	-1	1	-3,26	-3,75	-3,5

Таблица 52. Границы классов распределения нормированного отклонения  $t$  и 7-балльная шкала для оценки показателя аномальности  $\Phi$ ,

Балл	Границы классов		Средняя класса
	левая	правая	
7	3,5	2,49	3
6	2,5	1,49	2
5	1,5	0,49	1
4	0,5	-0,49	0
3	-0,5	-1,49	-1
2	-1,5	-2,49	-2
1	-2,5	-3,5	-3
$k = 7$		$c = 1$	—

му ходу сезонного роста и развития этих сортов по совокупности основных фенофаз. Из приведенного примера видно, что результаты, более ценные для практики, чаще можно получить, пользуясь более детальной 15-балльной шкалой. Напротив, менее детальная шкала, т. е. с меньшим числом баллов, может не выявить некоторых важных особенностей и различий между единицами совокупности.

В общем случае следует тем более предпочитать многобалльную шкалу, чем меньше дисперсия распределения вариантов в данной совокупности. Более варьирующие объекты можно классифицировать по шкале с меньшим числом баллов. В приведенном примере с фенологией сортов гелениума применена многобалльная шкала, так как она предназначена для группы сравнительно близких между собой по фенологии растений, в которой не наблюдается больших различий по фенодатам. Это и подтвердилось после распределения  $\Phi$ , по баллам шкалы, так как все сорта вошли в интервал нормы (6—10 баллов шкалы в табл. 51).

В результате использования показателей атипичности  $\Phi$  (без учета знаков отклонений) и  $\Phi_1$  (с учетом знаков отклонений)

выявляется также одна существенная особенность их применения в зависимости от изучаемого комплекса данных. Если признаки данного комплекса связаны только отрицательными или только положительными связями, лучше применять показатель  $\Phi_1$ . Если же среди взаимосвязей комплекса встречаются как положительные, так и отрицательные связи, причем ни одна из них по численности явно не преобладает, то лучше вычислять показатель  $\Phi$ . При преобладании в данном комплексе признаков криволинейных двузначных связей также следует вычислять  $\Phi$ . Для биологических задач все же большую ценность в

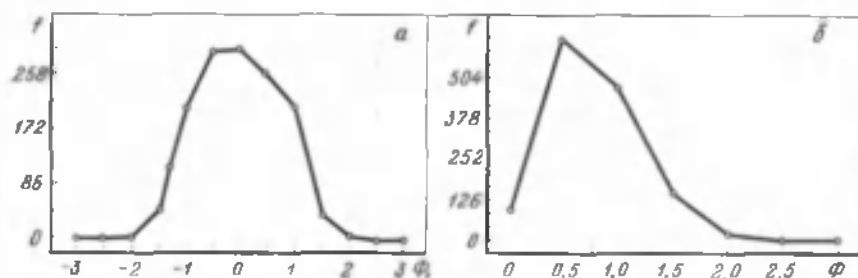


Рис. 60. Распределение величин показателей аномальности  $\Phi_1$  (а) и атипичности  $\Phi$  (б) (ось абсцисс) фенологического комплекса видов и сортов травянистых многолетников в Москве

f — частоты

большинстве случаев представляет собой применение показателя  $\Phi_1$ , учитывающего знаки отклонений, так как в биологии часто важно знать: больше или меньше, хуже или лучше нормы данная особь по отдельному признаку или по совокупности последних. Например, о сорте всегда важно знать, каковы сроки его роста и развития по комплексу фенофаз, больше или меньше нормы значения признаков, из которых складывается декоративность сорта, устойчивость к перезимовке, к болезням и многое другое.

Построив графики распределения значений  $\Phi_1$  и  $\Phi$ , видим, что варианты  $\Phi_1$  распределяются по более симметричной кривой (рис. 60, а), а гистограмма частот  $\Phi$  представляет собой усеченную слева форму распределения (рис. 60, б), что также отчасти предопределяет выбор показателя  $\Phi_1$  в качестве более «нормального». На рис. 60, а, б построены распределения оценок фенологической атипичности 1373 видов и сортов травянистых многолетников, зимостойких в открытом грунте г. Москвы.

В соответствии со средними арифметическими и средними квадратическими отклонениями, полученными для всей этой совокупности травянистых многолетников, были вычислены также оценки аномальности  $\Phi_1$  для той же совокупности сортов гелениума. Все они приведены в первом столбце табл. 50 по



сортам: например, у сорта Altgold  $\Phi_n = 0,724$ . Даже без вычисления дисперсии очевидно, что варьирование общего показателя  $\Phi_n$  значительно больше, чем варьирование  $\Phi_n$ , вычисленного только в пределах совокупности сортов гелениума (столбец 8, табл. 50), что и следовало бы ожидать. Следовательно, показатель  $\Phi_n$  способен объективно отражать в данном случае и степень однородности совокупности.

### Применение показателя атипичности для идентификации особи по комплексу признаков

В тех случаях, когда визуальное определение принадлежности отдельной особи к некоторой популяции, сорту, разновидности, форме по качественным признакам трудно, можно использовать метод среднего нормированного отклонения, вычисляемого по комплексу количественных признаков. Считается, что признаки, привлекаемые для этой цели, должны быть независимы друг от друга, и значения каждого из них распределены нормально. Большинство признаков растений, находящихся в естественных или близких к тому условиях роста и развития, обычно распределено нормально. Что касается требования независимости признаков, то оно большей частью невыполнимо, так как все основные, представляющие практический интерес признаки любого организма всегда в той или иной степени взаимосвязаны. Выполнению этого условия независимости в некоторой степени может помочь вычисление корреляционной плеяды данного комплекса признаков и выявление структуры их взаимосвязей для дальнейшего отбора одинаковых по знаку корреляций и малосвязанных между собой признаков, если, конечно, они будут представлять интерес при данном изучении. Однако не всегда такое сложное статистическое исследование оправдано, если иметь в виду сравнительно скромную цель, которая при этом будет достигнута. Поэтому указанное условие независимости признаков следует постоянно учитывать при биологической интерпретации результатов, а изучение структуры взаимосвязей в комплексе признаков проводить лишь тогда, когда это оправдано или большим числом признаков, или достаточно высоким уровнем данного исследования. Принадлежность особи к одной из популяций, количественные значения признаков которых заранее определены, обычно устанавливается при помощи метода Хайнке [цит. по: Терентьев, Ростова, 1977] по сумме квадратов нормированных отклонений. Однако этот метод не дает возможности ответить на следующие важные вопросы: больше или меньше (хуже или лучше) определяемый экземпляр той или иной популяции по комплексу признаков, находится ли данное отклонение в пределах нормы для некоторого комплекса признаков, или выходит за ее пределы, или не относится ни к той, ни к другой популяции. Предлагаемый здесь

метод на основе вычисления показателя атипичности позволяет получить ответ на поставленные вопросы, в том числе на основной из них — об отнесении некоторого экземпляра к одной из совокупностей по комплексу его признаков. Показатель атипичности, или среднее нормированное отклонение, как указано в главе 2, вычисляется в двух его модификациях: без учета знаков отклонений:

$$\Phi = \frac{\sum |t|}{n},$$

и с учетом знаков отклонений:

$$\Phi_1 = \frac{\sum t}{n},$$

где  $\Phi$  — показатель атипичности, не учитывающий знаки отклонений;  $t = \frac{x - M}{\sigma}$  — нормированные отклонения признаков;  $x$  — значения признаков определяемой особи;  $M$  и  $\sigma$  — средние арифметические и средние квадратические отклонения совокупностей или популяций, к которым может принадлежать данная особь;  $n$  — число признаков в данном комплексе;  $\Phi_1$  — компенсирующий показатель атипичности, при вычислении которого учитываются знаки нормированных отклонений.

Рассмотрим методику применения этих показателей атипичности на следующем примере. В результате свободного опыления в одной из рядом расположенных посадок сортов гелениума осеннего (*Helenium autumnale* L.) 'Katharina' и 'Granatstern' из самосева вырос экземпляр, обладающий одновременно признаками обоих из указанных сортов. Средние значения и степень варьирования обоих сортов количественно хорошо были известны на основании предыдущих многолетних наблюдений. Заметим, что для целей идентификации особей количественные значения признаков обоих сортов могли бы быть установлены и в данный сезон (по достаточно репрезентативной выборке). В любом случае следует проводить сравнение по каждому признаку по тем его значениям, которые были измерены в одно и то же время вегетационного периода в одной и той же местности и желательно при прочих равных условиях.

В табл. 53 приведены конкретные значения четырех признаков у гибридной особи и средние по двум сортам.

1. Вычисляем нормированные отклонения по первому сорту:

$$\frac{150 - 147,2}{12,8} = +0,219; \quad \frac{500 - 503}{279} = -0,011 \text{ и т. д.}$$

2. Нормированные отклонения по второму сорту:

$$\frac{150 - 151,6}{8,9} = -0,180, \quad \frac{500 - 497}{166} = +0,0181 \text{ и т. д.}$$

3. Суммируем нормированные отклонения без учета и с уче-

Таблица 53. Определение степени близости гибридного экземпляра к его родителям (Двум сортам гелинума осеннего)

Признак	Гибрид (x)	'Katharina'			'Granatstern'		
		M	σ	t	M	σ	t
Высота растения, см	150	147,2	12,8	+0,219	151,6	8,9	-0,180
Число соцветий	500	503	279	-0,011	497	166	+0,0181
Диаметр соцветий, мм	49	48,1	2,1	+0,429	55,1	1,3	-4,69
Число побегов	15	20,3	13,3	-0,398	9,1	3,0	+1,97
	$\Sigma t_i$	—	—	1,057	—	—	6,8581
	$\Sigma$	—	—	+0,239	—	—	-2,882
	$\Phi$	—	—	0,264	—	—	1,715
	$\Phi_1$	—	—	+0,0597	—	—	-0,720

том их знаков и вычисляем показатели атипичности по формулам для первого сорта:

$$\Phi = \frac{1,057}{4} = 0,264; \quad \Phi_1 = \frac{0,239}{4} = +0,0597;$$

и для второго сорта:

$$\Phi = \frac{6,8581}{4} = 1,715; \quad \Phi_1 = \frac{-2,882}{4} = -0,720.$$

Сопоставляя эти показатели по обоим сортам, видим, что гибридный экземпляр по комплексу данных признаков гораздо ближе к сорту 'Katharina', чем ко второму сорту, так как показатель атипичности первого сорта в обеих его модификациях по абсолютной величине меньше, чем у второго:  $0,264 < 1,715$  и  $|0,0597| < |-0,720|$ .

При этом можно заметить, что по своим показателям гибридная особь несколько превышает в целом средние значения для сорта 'Katharina' и сильно уступает в них же сорту 'Granatstern'.

### Норма пропорциональности в ландшафтной архитектуре

При ландшафтно-архитектурной организации озеленяемого пространства помимо прочих, во многом интуитивных, принципов, обычно учитывают также пропорции объектов. Однако никаких количественных критериев при определении меры пропорции или диспропорции при этом, по крайней мере в настоящее время, не предусматривается. Существующий ныне принцип пропорциональности не имеет выраженного приложения, а понятие «пропорциональное соотношение» определенного содержания и практически не отличается от фактов диспропорций в

области ландшафтной архитектуры, возникающих из-за произвольных субъективных решений соответствующих проектных ситуаций.

Ландшафтно-архитектурное проектирование — действительно область своеобразного искусства, требующего участия в нем значительной доли интуиции и художественного вкуса, однако несомненно и то, что под интуицией, как это бывало и раньше во многих недостаточно развитых науках, нередко скрывается некоторая доза нашего незнания предмета. Поэтому рассмотрим основные принципы пространственного размещения растений, которые, по мнению автора, до сих пор еще не были сформулированы достаточно определенно. Что касается критерия пропорциональности в ландшафтной архитектуре, то он в основном может быть освобожден от влияния интуиции и достаточно четко сформулирован и выражен количественно.

Если попросить ряд людей, обладающих достаточно развитым чувством меры и пропорциональности, определить расстояние, на котором следовало бы посадить дерево заданной высоты от дороги, то в среднем это расстояние оказалось бы достаточно близко совпадающим у всех участвующих в опыте лиц. Например, дерево высотой 5 м лучше выглядит с расстояния 8 м от дороги. Такой эксперимент при желании нетрудно поставить и найти количественное выражение критерия пропорциональности, однако особой необходимости в указанном исследовании нет, так как этот критерий, известный под правилом золотого сечения, эмпирическим путем уже нашли зодчие и скульпторы Древней Греции. Ряд чисел: 1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55, 89, 144, 233, 377, 610, 987, 1597, 2584, 4181, 6765, 10946, 17711, 28657, 46368, 75025 и так далее образован по правилу: каждый последующий член равен сумме двух предыдущих. Отношение двух рядом стоящих чисел приведенного ряда начиная с 5, и считается критерием пропорциональности, или правилом золотого сечения. Это отношение обозначается греческой буквой  $\alpha$  и равно:  $\alpha = 1,618$ , или  $\frac{1}{\alpha} = \frac{5}{8} = \frac{8}{13} = \frac{13}{21} = \frac{21}{34} = 0,618$ .

Число  $1/\alpha$  при этом с увеличением номера члена ряда стремится к 0,6180, т. е. является пределом отношения предыдущего к последующему члену.

Последовательность чисел, определенная выше, впервые была установлена в 1202 г. известным математиком средневековья Леонардо из Пизы, более известным под псевдонимом Фибоначчи (Fibonacci — сокращенное filius Bonacci, т. е. сын Боначчи), и опубликована в сочинении «Liber abacci» («Книга об абаке»), дошедшем до нас только в издании 1228 г. В честь этого итальянского математика ряд чисел 1, 1, 2, 3, 5, 8, 13 и так далее называется рядом Фибоначчи, а члены этого ряда — числами Фибоначчи [Воробьев, 1969]. Числа Фибоначчи обладают интересными и важными свойствами, в силу чего они служат постоянным объектом изучения. В частности, они непосредствен-

но связаны с числами треугольника Паскаля, или биномиальными коэффициентами; отношение соседних чисел Фибоначчи, как говорилось, определяет наиболее гармоничное соотношение размеров. Расположение листьев на стеблях, цветков и соцветиях, а также других органов у различных видов растений часто следует закону ряда Фибоначчи.

Н. Н. Воробьев [1969] с успехом применил числа Фибоначчи также для создания оптимального плана поиска минимума функции, разработав соответствующий практический алгоритм.

Число Фибоначчи, в зависимости от номера его в ряду, можно вычислить по формуле Бинэ:

$$U_n = \frac{\left(\frac{1 + \sqrt{5}}{2}\right)^n - \left(\frac{1 - \sqrt{5}}{2}\right)^n}{\sqrt{5}}$$

где  $U_n$  — значение  $n$ -го члена ряда Фибоначчи, округленного до ближайшего целого числа. Формула Бинэ справедлива для любого целого  $n$ , которое может быть и со знаком минус, что позволяет продолжить ряд Фибоначчи и в отрицательную область. Число  $\alpha$ , т. е. предел отношения двух соседних чисел Фибоначчи, равно  $\frac{1 + \sqrt{5}}{2} = 1,6180$ . Его можно получить также из бесконечной или цепной дроби. Преобразуя бесконечную непрерывную дробь:

$$1 + \frac{1}{1 + \frac{1}{1 + \dots}}$$

в виде  $x = 1 + \frac{1}{x}$ , найдем ее значение:  $x^2 - x - 1 = 0$ , откуда  $x = \frac{1 \pm \sqrt{5}}{2}$  — положительный корень уравнения равен:  $\alpha = \frac{1 + \sqrt{5}}{2} = 1,6180$ . Тот же результат можно получить из выражения:  $\frac{1}{\alpha} = \alpha - 1$ , которое связывает прямую ( $\alpha = 1,618$ ) и обратную ( $\frac{1}{\alpha} = 0,618$ ) формы отношения золотого сечения и далее может быть представлено уравнением

$$\alpha^3 - \alpha - 1 = 0, \text{ откуда } \alpha = \frac{1 + \sqrt{5}}{2}.$$

Число  $\alpha$  связано с числом  $\pi$  через равенство  $\pi - \alpha = \pi/6 + 1$ , где  $\pi - \alpha = 1,5236$ , а  $\pi/6 = 0,5236$ ; откуда  $\pi = 6(\alpha + 1)/5$ ,  $\alpha = 5/6\pi - 1$ ;  $1/\alpha = 5/6\pi - 2$ .

Геометрически золотое сечение представляет собой деление отрезка на две части, большая из которых есть среднее пропорциональное между меньшей частью и длиной всего отрезка. Принимая длину всего отрезка за единицу, обозначим длину большей части через  $x$ , при этом длина меньшей части будет равна  $1-x$ , и по условию задачи получим пропорцию  $\frac{1}{x} = \frac{x}{1-x}$ , откуда  $x^2 + x - 1 = 0$ . Положительный корень последнего уравнения равен  $\frac{-1 + \sqrt{5}}{2}$ , следовательно, отношение в последней пропорции равно

$$\frac{1}{x} = \frac{2}{-1 + \sqrt{5}} = \frac{1 + \sqrt{5}}{2}, \text{ т. е. числу } \alpha = 1,618.$$

Как известно, сторона  $a$  правильного десятиугольника, вписанного в окружность радиуса  $R$ , равна  $a = 2R \sin \frac{360^\circ}{2 \cdot 10} = 2R \sin 18^\circ$ .

Н. Н. Воробьев [1969] показал, что  $\sin 18^\circ = \frac{\sqrt{5}-1}{4} = \frac{1}{2\alpha}$ , и  $\cos 36^\circ = \frac{\alpha}{2}$ , где  $\alpha$ , как и прежде, отношение золотого сечения, а  $36^\circ$  — центральный угол правильного десятиугольника. Следовательно,  $a = 2R \frac{\sqrt{5}-1}{4} = \frac{R}{\alpha}$ . Некоторые линейные элементы

правильного пятиугольника, в частности его сторона и диагональ, относятся между собой по правилу золотого сечения.

Исследование ряда Фибоначчи до 84-го его члена с целью уточнения числа  $\alpha$  показало, что отношение двух стоящих рядом чисел стремится к величине  $\alpha = 1,61804$ , однако это происходит неравномерно, по закону волнообразно затухающей функции. На рис. 61 показан график величин  $1/\alpha$  в зависимости от порядкового номера чисел ряда Фибоначчи и их отношения.

Предыдущий член. $x$	Последующий член. $y$	Отношение $\frac{x}{y} \rightarrow \frac{1}{\alpha}$	Предыдущий член. $x$	Последующий член. $y$	Отношение $\frac{x}{y} \rightarrow \frac{1}{\alpha}$
1	2	0,5000	21	34	0,6176
2	3	0,6667	34	55	0,6182
3	5	0,6000	55	89	0,6180
5	8	0,6250	89	144	0,6181
8	13	0,6154	144	233	0,6180
13	21	0,6190			

На оси абсцисс на рис. 61 отложены значения предыдущего члена ряда, а на оси ординат им соответствуют отношения  $x/y$

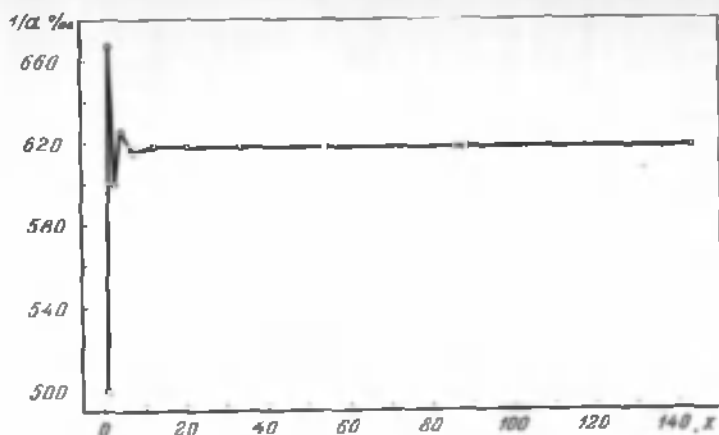


Рис. 61. График величин  $1/\alpha$  — отношений соседних чисел Фибоначчи (по ось ординат) в зависимости от значения предыдущего ( $x$ ) по данным на с. 228

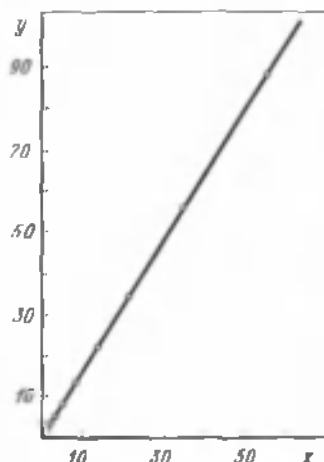


Рис. 62. График критерия пропорциональности по правилу золотого сечения

в промялле. Первое от начала ряда Фибоначчи отношение соседних членов, наиболее близкое к числу  $1/\alpha$ , образуют члены:

$$\frac{55}{89} = 0,61798 \quad (\text{с недостатком}) \quad \text{или} \quad \frac{89}{144} = 0,61806 \quad (\text{с небольшим}$$

избытком). Более точное значение числа  $1/\alpha$  впервые от начала ряда встречается при отношении его 16-го и 17-го членов:

$$\frac{987}{1597} = 0,61804.$$

**Линейные размеры объектов, находящиеся в отношении золотого сечения для любых, также и промежуточных между числами Фибоначчи значений, удобно получать с графика (рис. 62), который представляет собой прямую линию, вычерченную по уравнению  $y = 1,61804 x$ , или  $x = 0,61804 y$ , где  $x$  — меньший из двух размеров и числитель их отношения;  $y$  — больший из размеров, знаменатель отношения  $x/y$ .**

График на рис. 62 строится следующим образом. После построения координатных осей и разметки их в наиболее часто на практике встречающемся диапазоне измерений на оси абсцисс откладываем 5 см, а на оси ординат — 8 см. Далее строим точку по данным двум координатам и проводим прямую через эту точку и начало координат, после чего график отношений золотого сечения готов.

Искомые размеры, соответствующие отношению 1,618 или обратному отношению 0,618, можно вычислить по приведенным формулам или получить с графика на рис. 62.

Например, дерево высотой  $x=5$  м надо сажать от дороги или другой точки осмотра на расстоянии  $y=1,618 \cdot 5 \approx 8$  м. Травянистый многолетник высотой  $x=40$  см лучше посадить на расстоянии 64 см, что без вычислений можно снять с графика, прочитав это значение против  $x=40$ . В необходимых случаях приведенный график можно продолжить в любом (отрицательном или положительном) направлении.

Нормой различных измеряемых признаков предметов, явлений, объектов служит область центральных вариантов совокупности, расположенная около средней арифметической ( $M$ ) и ограниченная с обеих сторон средним квадратическим отклонением ( $M \pm \sigma$ ), против которого находятся точки перегиба кривой нормального распределения, характеризующие моменты качественного изменения явления, в данном случае — моменты перехода типичных вариантов к нетипичным для нормального распределения величин конкретного признака [Зайцев, 1978]. Поскольку отношение золотого сечения принимается за норму пропорциональности, то не исключено, что оно должно обладать некоторой долей общности со свойствами или параметрами нормального распределения. С целью проверки этого предположения было проведено соответствующее исследование, которое показало, что из всех свойств и параметров нормальной кривой отношение ординаты максимальной к ординате с абсциссами  $\pm \sigma$  (см. рис. 59) действительно наиболее близко соответствует понятию нормы пропорциональности. При этом также выяснилось, что в понятии нормы в зависимости от степени дробности деления вариант на классы можно различать количественную и качественную нормы. Качественным или альтернативным делением совокупности можно считать ее деление на две части: «норма» и «не норма», когда количественно «норма» заключена в интервале  $M \pm \sigma$ , а «не норма» выходит за пределы этого интервала.

Отношение ординаты, абсцисса которой в правильном нормальном распределении соответствует средней арифметической, медиане и моде, к ординате среднего квадратического отклонения, довольно близко соответствует числу  $\alpha$  и служит критерием пропорциональности. Заметим, что равенство ординаты, соответствующей одному нормированному отклонению — числу



5/8 от максимальной ординаты, обычно считают одним из критериев нормальности распределения [Weber, 1967].

Ординату нормальной кривой ( $Z_\alpha$ ), находящуюся в отношении  $\alpha = 1,618$  с ее максимальной ординатой ( $Z_0$ ), получаем из выражения  $Z_\alpha = \frac{Z_0}{\alpha} = \frac{0,39894228}{1,618} = 0,24656507$ . Значение  $Z_0$  с указанной здесь точностью можно взять, например, из таблиц Т. Л. Келли [1966]. Нормированному отклонению 0,98098529 в указанных таблицах соответствует ордината 0,24657117; отношение максимальной ординаты  $Z_0$  к ней равно 1,61796, т. е. наиболее близкое к числу  $\alpha$ . Составив простую пропорцию, уточняем значение нормированного отклонения, соответствующего  $z_\alpha$ , оно равно:  $z_\alpha = 0,980936$ , т. е. несущественно отклоняется от единицы.

Таким образом, отношение золотого сечения непосредственно связано с нормальным распределением, наиболее общим из типов распределений, известных к настоящему времени, и тем самым с понятием нормы для количественных признаков. Поэтому можно считать, что отношение золотого сечения органично и закономерно связано с явлениями и признаками объектов природы, что может служить дополнительным теоретическим обоснованием для применения числа  $\alpha$  в качестве нормы пропорциональности. В табл. 54 представлены некоторые величины, применяемые в вычислениях, связанных с числом  $\alpha$ .

Отношение золотого сечения в ландшафтной архитектуре может использоваться во всех случаях, где требуется выдержать гармоничную соразмерность различных элементов озеленительных ансамблей и сопровождающих их форм малой архитектуры. Применение соотношения по золотому сечению между высотой растений и их расстояниями от точки или линии осмотра (рис. 63, а) наиболее часто применяется в ландшафтной архитектуре. Кроме этого, возможно применение  $\alpha$ -пропорции также и во многих других случаях, например при устройстве зеленых заслонов, кулисс, небольших аллей или зеленых стенок, в том случае, если их длина или высота существенно не ограничены другими, например санитарно-гигиеническими или хозяйственными условиями. На рис. 63, б показана кулисса из деревьев ели, длина которой относится к высоте по  $\alpha$ -пропорции, что приводит более приятное впечатление по сравнению с более удлиненными или, напротив, укороченными кулиссами. Аналогично этому отношение высоты трельяжа к его длине как 0,618 : 1 придает ему более гармоничные пропорции (рис. 63, в). Стрижка зеленой изгороди таким образом, чтобы ее высота относилась к толщине как 1 : 0,618, также повышает ее декоративный эффект (рис. 63, г).

Соотношение по высоте растений между собой в грунте может быть во многих случаях построено по принципу  $\alpha$ -пропорции (рис. 63, д), что в общем увеличивает декоративность таких композиций.

Таблица 54. Константы, связанные с числом  $\alpha$

Константа	Значение	Константа	Значение
$\alpha$	1,61804	$\pi - \frac{1}{\alpha}$	2,5236
$1/\alpha$	0,61804	$1/3\alpha$	0,20601
$2\alpha$	3,2361	$1/4\alpha$	0,15451
$3\alpha$	4,8541	$\alpha^2$	2,6181
$4\alpha$	6,4722	$2\alpha^2$	5,2361
$\alpha/2 = \cos 36^\circ$	0,80902	$\sqrt{\alpha}$	1,272
$\alpha/3$	0,53935	$\sqrt{2\alpha}$	1,7989
$\alpha/4$	0,40451	$\sqrt{\frac{\alpha}{2}}$	0,89947
$\alpha/6$	0,26967	$\sqrt{1/\alpha}$	0,78615
$\alpha/180$	0,0089891	$\sqrt{2/\alpha}$	1,1118
$2/\alpha$	1,2361	$1/\alpha^2$	0,38196
$1/2\alpha = \sin 18^\circ$	0,30901	$\ln \alpha$	0,48122
$\arctg 1/\alpha$	$31^\circ 38'$	$\ln 1/\alpha$	-0,48122
$\arccos 1/\alpha$	$51^\circ 50'$	$\arctg 1/\alpha$	0,55214 рад
$\arcsin 1/\alpha$	$38^\circ 11'$	$\arccos 1/\alpha$	0,9046 рад
$\arctg \alpha$	$58^\circ 17'$	$\arcsin 1/\alpha$	0,66623 рад
$\pi$	3,1416	$\arctg \alpha$	1,0172 рад
$\pi/\alpha$	1,9416	$e$	2,7183
$\alpha/\pi$	0,51504	$e/\alpha$	1,6800
$\alpha\pi$	5,0832	$\alpha/e$	0,59524
$\alpha + \pi$	4,7596	$\alpha/e$	4,3983
$\pi - \alpha$	1,5236	$\alpha + e$	4,3363
$1/\alpha : \pi$	0,19672	$e - \alpha$	1,1003
$\pi : \frac{1}{\alpha}$	5,0832	$1/\alpha : e$	3,3363
$1/\alpha \cdot \pi$	1,9416	$e - \frac{1}{\alpha}$	2,1003
$\frac{1}{\alpha} + \pi$	3,7596		

Таблица 55. Шкала гармоничных сочетаний по высоте декоративных растений

Класс	Границы класса, см	Класс	Границы класса, см	Класс	Границы класса, м	Класс	Границы класса, м
1	0—0,9	6	8—12	11	0,89—1,43	16	9,87—15,96
2	1—1,9	7	13—20	12	1,44—2,32	17	15,97—25,83
3	2—2,9	8	21—33	13	2,33—3,76	18	25,84—41,8
4	3—4	9	34—54	14	3,77—6,09	19	41,81—67,64
5	5—7	10	55—88	15	6,10—9,86	20	67,65—109,46

Соответствующие размеры растений по высоте можно подобрать при помощи шкалы (табл. 55).

Шкала предназначена для подбора гармонично сочетающихся между собой объектов по высоте или по другим размерам. Ловкие границы классов представляют собой числа Фибоначчи. Растения, находящиеся по величине своей высоты в соседних классах, гармонично сочетаются между собой, так как отношение величин их высоты равно 0,618 (меньшая к большей) или 1,618 (большая к меньшей), т. е. равно пропорции золотого сечения. Например, дерево 10 м высотой относится к 16-му классу и с ним гармонично по высоте будут сочетаться рядом находящиеся растения или объекты, относящиеся по их высоте к 15-му или 17-му классам.

Конечно, во всех этих случаях  $\alpha$ -пропорцию следует выдерживать лишь в том случае, если нет более важных эстетических пространственных или других ограничений. Независимо от целей проекта и намеченных средств ее реализации решение конкретных ситуаций в ландшафтной архитектуре всегда должно быть комплексным с учетом максимально возможного числа факторов, существенно влияющих на результат, т. е. на создание и эксплуатацию данной декоративной композиции.

При размещении заданного числа растений на озеленяемой территории обычно преследуется цель, постоянная почти для всех озеленительных посадок: учитывая другие задачи проекта, максимально удлинить совокупный период цветения композиций. Одновременно с подбором видов и сортов, обеспечивающих максимальную продолжительность цветения композиций, среди них следует подбирать в соответствии с замыслом и критерием пропорциональности растения нужной высоты, а также с желательными окрасками цветков и листвы. В зависимости от того, каким числом видов и сортов располагает озеленитель и какова площадь озеленяемого участка, к размещению растений можно подойти двояко: оно может быть плотным и свободным. Наиболее плотное размещение растений на озеленяемой территории при сохранении достаточной возможности их осмотра обеспечивается при вогнутом (по линии золотого сечения) профиле вершин растений в посадках (рис. 63, е). Такое размещение удобно на прямоугольных вытянутых участках, в середине которых проходит линия осмотра (дорога), а по обеим сторонам справа и слева располагаются посадки, высота которых постепенно или ступенчато увеличивается по направлению к краям участка. У дороги при этом располагаются низкие травы, далее идут более высокие из них, затем кустарники — низкие, средние, высокие, деревья — небольшие, средние по высоте и наиболее высокие располагаются у краев участка, вдоль изгороди. При иной, например неправильной, округлой или многоугольной форме участка с максимальной плотностью растения можно расположить на нем по принципу пирамид, построенных на соотношениях золотого сечения (рис. 63, ж), которые по территории участка размещаются

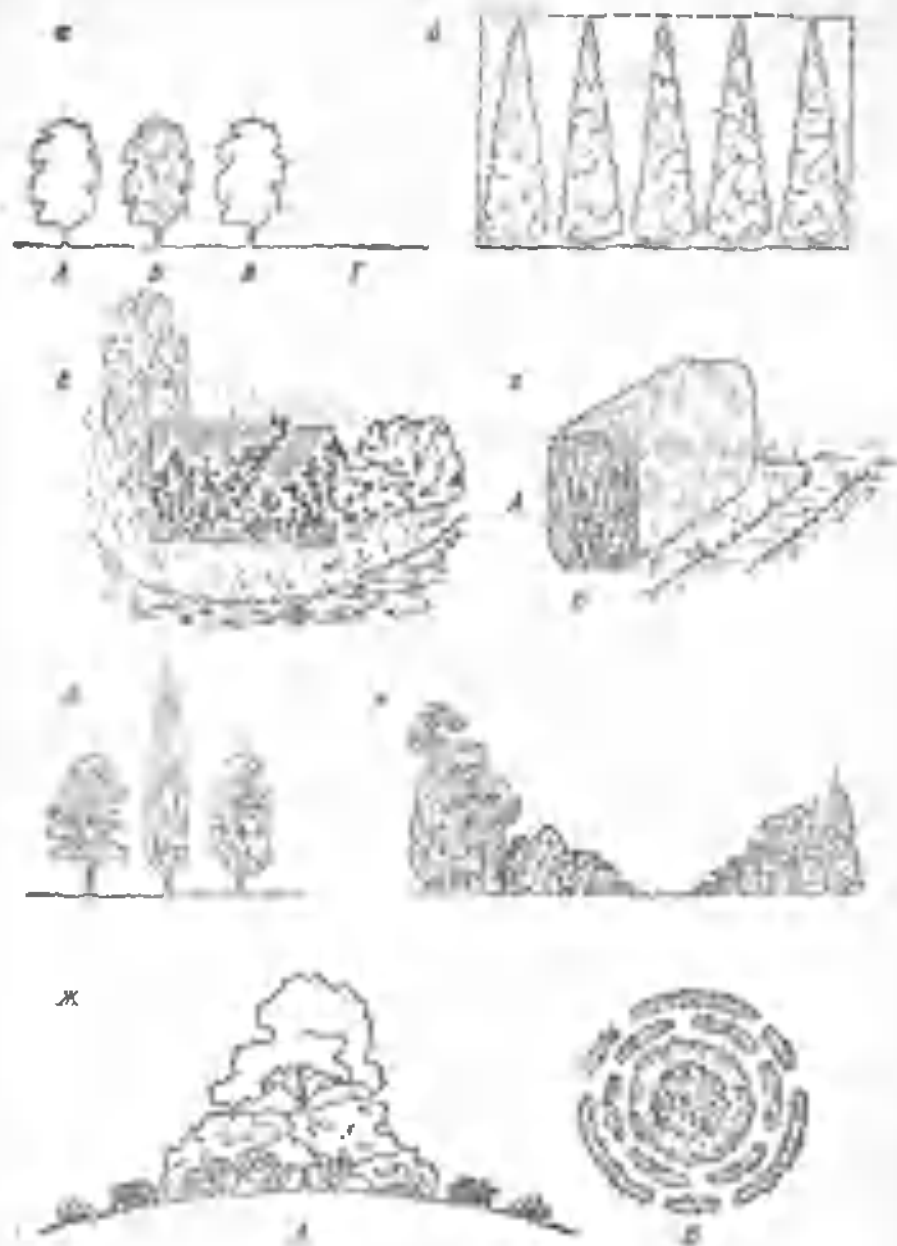


Рис. 63. Применение отношения золотого сечения и приемы компактного размещения растений в ландшафтной архитектуре

свободно; некоторые приемы такого размещения можно видеть в саду непрерывного цветения Главного ботанического сада АН СССР (Москва) [Былов и др., 1975]. Построение озеленительных композиций целиком из травянистых многолетников с применением пропорций золотого сечения хотя и не исключается на крупных участках, но более подходит для сравнительно небольших территорий площадью около одного гектара и меньше. Отметим также еще одну ценную особенность декоративных посадок из травянистых многолетников, которая заключается в том, что любые недостатки пространственного размещения растений при этом легко исправить, пересадив растения на нужное место, так как большинство многолетников легко переносит пересадку, особенно с достаточным комом земли на корнях.

Особое внимание следует обратить на то, что правило золотого сечения лишь дает норму пропорциональности в том или ином случае. Пропорция же представляет собой только одно из средств художественного представления замысла, поэтому критерий пропорциональности не может во всех случаях подчиняться правилу золотого сечения. Нередко для усиления или ослабления эффекта массы определенных объектов композиции желательно отклоняться от нормы пропорциональности, соответственно в сторону приближения или удаления объекта относительно смотровой линии или точки. Поэтому названный критерий пропорциональности служит именно нормой, благодаря знанию которой становится возможным делать отклонения от нее вполне осознанно, что вносит в ландшафтно-архитектурные проектирование те новые теоретические элементы определенности, место которых занимала интуиция.

## ВЫВОДЫ

1. Количественными границами нормы предлагается считать  $M \pm \sigma$ , т. е. интервал, ограниченный величиной среднего квадратического отклонения значений данного признака влево и вправо от центра его типичности, или средней арифметической, что при нормальном состоянии объекта составляет 68,26% от всей его численности.

*а* — варианты посадки дерева на разных расстояниях от дорожки: *АГ* — слишком далеко, *БГ* — расстояние, при котором высота дерева относится к отрезку *БГ*, как 5 : 8, т. е. в отношении золотого сечения, *ВГ* — дерево посажено слишком близко к дорожке; *б* — рядовая посадка ели, длина посадки относится к ее высоте, как 1 : 0,618 = *а*; *в* — трельяж для вьющихся растений, его длина относится к высоте, как 1 : 0,618 = *а*; *г* — высота *А* стриженной зеленой изгородки относится к ее ширине *Б* как 1 : 0,618 = *а*; *д* — соотношение по высоте деревьев в группе по правилу золотого сечения, высота наиболее высокого дерева относится к высоте более низких деревьев, как 1 : 0,618 = *а*; *е* — наиболее компактное размещение на ограниченном по площади участке, обеспечивающее достаточный обзор всех растений для всего озеленительного комплекса; *ж* — размещение в декоративной посадке по принципу зеленой пирамиды, обеспечивающее обзор всех входящих сюда растений; *з* — вид сбоку, *Б* — вид сверху, в плане.

2. Посредством сигмального комплексного политипичного показателя с учетом знаков нормированных отклонений можно выявить интервал нормы у многопризнакового объекта.

3. Количественными границами интервала типичности являются значения среднего квадратического отклонения величин данного признака, без учета знаков этих отклонений.

4. Асимметрия распределения величин признаков растений служит показателем их состояния: чем ближе это распределение к нормальному типу, тем ближе состояние растений к естественному и типичному.

5. Оценка отклонений от типичного состояния признака посредством сигмальных шкал позволяет отобрать наиболее перспективные из них для селекционной работы.

6. В результате изучения вариабельности и структуры взаимосвязей признаков гелениума осеннего установлено, что наиболее актуальной задачей при селекции этого растения является получение крупноцветковых и низкорослых сортов. Статистическими исследованиями подтверждено, что деление растений необходимо для поддержания декоративности сортов гелениума.

7. Разработана программа селекции новых сортов с применением биометрических методов.

8. Получены типичные значения 18 основных признаков 9 декоративных культур для средней полосы СССР, позволяющие разработать при необходимости соответствующие нормы, связанные с эксплуатацией посадок, уходом за ними, реализацией и хранением продукции и механизацией работ.

9. Предложена методика для построения различных шкал балльной оценки признаков, а также сигмальных монотипичных и политипичных шкал.

10. Выявлен количественный критерий нормы пропорциональности в ландшафтной архитектуре, основанный на принципе ряда Фибоначчи (золотого сечения) и свойстве сигмальной ординаты нормальной кривой.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Явления оптимальности и типичности в данной работе, рассмотренные главным образом на растениях, изучены последовательно на трех уровнях: организма (см. главу 1), вида и жизненной формы (см. главу 2). Основная тема главы 1 — это явления оптимизации своих жизненных функций растением в онтогенезе, основанные на существовании жизненного потенциала особи.

Из главы 1 видно, что растение представляет собой клубок сложных взаимосвязей и противоречий морфологических признаков и физиологических процессов. На различных систематических группах и жизненных формах растений было рассмотрено взаимодействие в основном трех ведущих переменных: роста, репродукции и продолжительности жизни, но, несомненно, что этим далеко не исчерпывается весь комплекс взаимодействующих с ними факторов. Эти три основные стороны жизни растения находятся, как показывают факты, в постоянной взаимосвязи и, следовательно, имеют некоторую общую основу, без которой они не могли бы взаимодействовать между собой. При уменьшении объема или ухудшении качества вегетативной массы может увеличиться генеративная способность организма или продолжительность жизни, или и то и другое, но в меньшей степени, чем по отдельности. Эти же процессы могут протекать в обратном направлении или в иных сочетаниях. Приведенная схема взаимодействий осложняется тем, что на разных этапах онтогенеза положительная корреляция между процессами может изменяться на отрицательную между этими процессами. Этим обстоятельством отчасти можно объяснить расхождение в данных различных авторов относительно типа и направления взаимосвязи между одними и теми же явлениями. Чаще всего в явлениях возмещающей изменчивости наблюдается тип взаимосвязи по дуэскатной кривой, когда признак сначала имеет прямую взаимосвязь с другим признаком по восходящей ветви кривой, затем связь отсутствует на ее вершине и меняется на обратную по другой, нисходящей ветви кривой, например параболы. Это подтверждает гипотезу о том, что «перемена знака реакции при переходе через оптимальную зону (правило оптимума) является... универсальной биологической закономерностью, охватывающей и физиологические, и таксономические, и биогеографи-

ческие явления» [Терентьев, 1951]. Неоднократно доказанная П. В. Терентьевым [1936, 1940, 1946, 1947, 1951, 1963] на фактах, относящихся к биогеографии животных, эта гипотеза подтверждается также в данной работе и у растений. Имея в виду такую особенность явлений возмещающей изменчивости, когда положительная взаимосвязь физиологических процессов у растений может измениться на отрицательную, в понятие компенсационная модификация мы включаем также и положительные взаимосвязи органов и жизненных процессов у растений, хотя по смыслу компенсационные связи могут быть только отрицательными.

Ввиду того что явления возмещающей изменчивости, помимо влияния неучтенных факторов, осложняются онтогенетическими изменениями растения и происходят на их фоне, не всегда бывает ясно, которое из двух сопряженных явлений следует считать причиной другого. В результате анализа особенностей взаимосвязей физиологических процессов можно предполагать, что улучшение всех свойств растения в благоприятном для человека направлении невозможно без ослабления, ухудшения или сокращения какого-либо свойства этого же растения. Так, если удастся, например, одновременно увеличить вес плодов и их число у яблони или повысить частоту плодоношения, то должны уменьшиться или возраст, в течение которого дерево дает урожай, или рост его вегетативной части, или и то и другое. Действительно, существуют карликовые деревья яблони, привитые на дусене или парадизке, обладающие именно такими свойствами. Следовательно, повысить долговечность карликовых плодовых деревьев можно главным образом лишь путем сокращения плодоношения, если это будет найдено экономически целесообразным.

К явлениям возмещающей изменчивости вполне применимы принципы автооптимизации, так как, учитывая всю массу вышеизложенных фактов, трудно отказаться от мысли, что растительный организм обладает выраженной способностью саморегуляции жизненных процессов в направлении, благоприятном для своего существования, или, иначе говоря, обладает способностью оптимизации этих процессов. По-видимому, наиболее близкими к норме вида следует считать те экземпляры, которые имеют минимум отклонений (как отрицательных, так и положительных) от среднего типичного экземпляра данного вида.

Большинство методов культуры в конечном счете направлено к интенсификации роста или репродукции растений, нередко сокращая тем самым продолжительность жизни последних, и большей частью вредно для их самосохранения и нормального хода эволюции. При этом часто стремятся к чрезмерному развитию каких-либо органов или функций, что не может быть полезным для растения как целого. Поэтому оптимальный режим жизненных процессов, благоприятный для филогении данного вида, будет далеко не лучшим для народнохозяйственных целей. Ина-



че говоря, растения в культуре становятся более полезными человеку, если условия среды для них изменены в несколько худшую сторону по сравнению с теми, в которых они обитают в природе. Относительно этого можно возразить, что растения в культуре существуют в условиях, свободных от естественного фитоценоза и конкурентной борьбы и, следовательно, получают на первый взгляд не худшие, а лучшие условия жизни. Однако общеизвестно, что такие культурные растения, попадая в естественный фитоценоз, быстро погибают. Следовательно, условия культуры сильно снижают жизнеспособность культивируемых растений. Культурные же фитоценозы без помощи человека практически не могут существовать больше 1—2 поколений.

Отсюда целесообразно различать два вида оптимума существования растений: естественный оптимум, при котором все жизненные процессы растения координированы в направлении, благоприятном для него как вида, и прагматический оптимум, при котором растение благодаря соответствующей агротехнике дает максимальный народнохозяйственный эффект, но при этом не учитываются особенности эволюции вида.

Таким образом, если содержанием возмещающей изменчивости, ее движущей силой считать принцип оптимизации или автооптимизации жизненных процессов организма, то их динамической формой являются ненаследственные, компенсирующие друг друга изменения органов и функций. Следует заметить, что понятие оптимума — также явление динамическое, поскольку оптимум может меняться во времени, в связи с возрастом организма и изменениями окружающей среды. Поэтому содержание и форма в явлениях возмещающей изменчивости должны рассматриваться динамически. Во взаимной компенсации морфологических и физиологических изменений отражается то обстоятельство, что явления возмещающей изменчивости — это также область взаимодействия противоречий: принципа оптимизации с тем, что можно назвать законом сохранения энергии и материи в условном применении его к растительным организмам.

В связи с этим один из первых исследователей по данному вопросу в области животноводства М. М. Завадовский [1941] писал о том что ссылка на принципы сохранения энергии и сохранения материи, конечно, послужит материалом для остроумцев, не разделяющих его концепцию, но он не видит надобности в угоду им уклоняться от выражения своей мысли. Противоречие между принципом оптимизации и законом сохранения энергии и вещества заключается в том, что жизненные процессы и органы могут изменяться с сохранением лишь основной изменяемой массы вещества или энергии в системе данного растительного организма. Конечно, при компенсационных изменениях неизбежны обмен и потери вещества и энергии во внешнюю среду, так как растительный организм является открытой системой, в чем и состоит первая условность применения физического закона сохранения вещества и энергии в биологии. Вторая услов-

ность заключается в том, что этот закон применяется в небольшой системе растительного организма, которая при этом мыслится состоящей как бы из двух частей: одна часть осуществляет обмен вещества и энергии с внешней средой, а другая не участвует в прямом обмене с внешней средой, т. е. в одной системе предполагается наличие открытой и закрытой ее частей одновременно. По-видимому, практически расчленив эти две части можно по примеру уравнения Бойсен-Пенсена [Boysen-Jensen, 1910, 1932, цит. по: Möller et al., 1954], выражающего простое соотношение между чистой продукцией дерева и потерями в процессе его роста. Конечно, благодаря упомянутому выше условностям можно считать маловероятным существование самого закона, однако факты, изложенные в предыдущих главах, не оставляют сомнения в наличии компенсаций. И хотя еще нередко термин корреляция прикрывает наше незнание взаимосвязей в организме, тем не менее корреляция существует [Sinnot, 1960]. Кроме того, можно напомнить также, что природа абстракций такова, что закон, выражающий сущность данного процесса, далеко не всегда прямо совпадает с тем, что нами непосредственно наблюдается, т. е. нельзя отождествлять сущность и форму ее проявления в чувственном восприятии. Делать иначе, т. е. искать обязательного подтверждения любого закона на любом объекте, — занятие представителей плоского эмпиризма, в отличие от истинно научного обобщения, которое проявляется не на формах явления, а по его сути [Домрачев и др., 1961].

Тем не менее физический закон сохранения вещества и энергии не может быть непосредственно применен в биологии, как было сказано выше. Для того чтобы можно было его здесь применить, необходимо расширить его содержание, придав ему вероятностный смысл, или выделить особую закономерность или иррациональное сохранения биовещества и биоэнергии в оятогенезе, которое является специфически биологическим и может быть названо в честь его первооткрывателей — правилом Жоффруа-Гёте.

Теория баланса, равновесия и гомеостаза в растительном организме близки к принципу автооптимизации жизненных процессов, за исключением того, что в последнем по-прежнему на первый план становится направляющее действие принципа оптимизации, т. е. жизненные процессы не просто регулируются, но всегда именно в направлении, благоприятном для растения. Более перспективным для применения к явлению автооптимизации является принцип наименьшего действия, или теорема Ле-Шателье, к которой не раз обращалась мысль исследователей при изучении регулирующих связей в биологии [Wanecroft, 1911; Pike, 1923; Геодакян, 1965]. Самое широкое определение теоремы Ле-Шателье заключается в том, что каждая система, способная к устойчивому равновесию, стремится минимизировать всякое нарушение ее состояния со стороны внешних воздействий. Когда фактор, определяющий равновесие системы, изменяется, система стре-

мится к такому изменению, чтобы препятствовать или аннулировать изменение этого фактора, т. е. каждая система, находящаяся в равновесии, — консервативна. Однако этот, в сущности, физический закон не может быть перенесен непосредственно в биологию, ввиду того что биологические системы находятся в динамическом равновесии и имеют определенное благоприятное для их жизни направление в регуляции своих жизненных процессов. Поэтому целесообразно этот принцип назвать принципом биологической автооптимизации.

Принцип автооптимизации жизненных процессов является неотъемлемым универсальным свойством живой материи, поэтому должен быть включен в ее определение как свойство, наряду с прочими отличающее ее от неживого вещества. Принцип автооптимизации, по-видимому, — свойство живых систем не только клеточного и организменного уровня, но и популяций, так как последние обладают, например, способностью регулировать количественное соотношение полов в наиболее выгодном для популяции соотношении [Геодакян, 1965], а также могут регулировать плотность популяций [Завадский, 1961].

Явления возмещающей изменчивости или биологической автооптимизации тесно связаны с понятием гомеостаза, который в большинстве случаев определяется как устойчивое подвижное равновесие живой системы после достижения ею стационарного состояния, обладающее способностью восстановления этого состояния или регулирования нарушенного равновесия путем соответствующих изменений своих жизненных функций. Термин гомеостазис несовершенный в том отношении, что одновременно обозначает и сам процесс и его результат, поэтому целесообразно сузить смысл этого слова и употреблять его только в смысле стационарного состояния живой системы, тем более что «стазис» с греческого переводится именно как «состояние». Процесс же, благодаря которому система стремится к гомеостазису, или стационарному состоянию, лучше называть биологической автооптимизацией. Возникает, однако, вопрос о различии и сходстве понятий оптимума и гомеостаза, который предлагается решить следующим образом. Поскольку возможны такие условия внешней среды, например в культуре, которые в сочетании с определенным состоянием эндогенных факторов организма могут привести комплекс его признаков в стационарное состояние, которое тем не менее не будет для организма оптимальным, то гомеостазис может совпадать и не совпадать с оптимумом системы. Следовательно, с этой точки зрения гомеостазис — это именно лишь стационарное состояние живой системы, а оптимум — тот гомеостазис, который наиболее благоприятен для жизнедеятельности данного организма или живой системы. Для оптимума как состояния при соответствующих естественных или близких к ним условиях характерна большая его устойчивость по сравнению с другими положениями или значениями гомеостаза и большая близость распределений величин признаков системы —

к нормальному типу распределения. Стационарное состояние оптимума на практике можно, по-видимому, идентифицировать соответствием распределений основных признаков системы — нормальному распределению, причем асимметричное распределение значений признаков свидетельствует о том, что система находится вне естественного оптимума и тем дальше от него, чем больше модуль показателя асимметрии распределений основных признаков. Вопрос о числе признаков, необходимом для идентификации состояния системы, можно решить на основании изучения комплекса корреляционных связей (корреляционных плеяд); возможны случаи, когда при соответствующей структуре корреляционной плеяды выделится центральный признак, одного распределения значений которого будет достаточно для характеристики состояния всей системы. Для выражения степени устойчивости определенного состояния живой системы необходимы критерии, связанные с продолжительностью состояния гомеостаза, или оптимума.

Продолжительность оптимума во времени зависит и от устойчивости каждого из его компонентов и определяется минимальным временем сохранения необходимой насыщенности каждого отдельного фактора, после чего состояние оптимума прекращается и наступает вновь лишь после очередной автооптимизационной перестройки состояний и пропорций взаимосвязанных факторов, если не исчерпан ресурс возможностей в этом отношении. Заметим, что оптимум — это не только состояние или уровень насыщенности связанных факторов, но и в меньшей степени — их соотношение, или пропорция. Число состояний внешних и внутренних факторов жизнедеятельности, обусловленных взаимосвязями между ними, приблизительно равно:  $n!/e$  (где  $n!$  — факториал числа всех факторов,  $e$  — основание натуральных логарифмов), т. е. очень велико. Например, если число факторов будет даже всего десять, то число различных состояний организма может быть равным десяти миллионам. На практике же число экзогенных и эндогенных факторов жизнедеятельности всегда гораздо больше. Тем не менее в любых условиях жизни растение путем процессов гомеостаза поддерживает лишь одно состояние функций — оптимальное для данного их сочетания как между собой, так и с факторами внешней среды. Это представляет собой одно из самых удивительных явлений природы, так как предполагает существование высокосовершенной системы координации и регулирования.

В зависимости от силы и длительности диспропорции между данным количественным и качественным состоянием комплекса факторов среды и наиболее благоприятным их состоянием для организма продолжительность жизни последнего, а также развитие репродуктивных процессов и нарастание вегетативной массы бывают весьма различными.

Рассматривая основные результаты нашей работы в эволюционном аспекте, можно выявить взаимосвязь и общebiологи-

ческое значение понятий автооптимизации, нормы и адаптации, в связи с чем приведем некоторые относящиеся сюда гипотезы и выводы И. И. Шмальгаузена, которые в основном подтверждаются нашими данными.

Явления авторегуляции (в терминах, принятых в данной работе, — явления автооптимизации) характерны для всех жизненных отклонений вообще, они освобождают организм в его индивидуальном развитии от ведущей роли и случайных колебаний значений факторов внешней среды. Последние лишь дают стимул внутреннему механизму развития при достижении ими известного минимума интенсивности. Морфогенетические реакции замедляются в этом случае легкообратимыми физиологическими регуляторными реакциями. Оптимальный уровень стабильности и эволюционной мобильности достигается действием стабилизирующей формы естественного отбора на основе индивидуальной элиминации менее устойчивых особей и межгруппового состязания в пределах популяции и всего вида в целом. В процессе смены среды обитания одна адаптивная норма может быть заменена другой, если факторы новой среды уже встречались в прежней норме. В онтогенетических системах поддержание нормального фенотипа при обычных мутациях осуществляется за счет доминирования нормы [Шмальгаузен, 1940, 1961].

Факт существования многообразных корреляций в системе морфологических и физиологических признаков, в частности, делает невозможным создание идеального сорта, у которого все признаки достигли бы крайней степени развития именно в направлениях, полезных человеку. Невозможно по той же причине существование сорта с минимальными величинами всех полезных признаков. И напротив, наличие множественных корреляций в комплексе признаков свидетельствует о том, что должны быть сорта с оптимальным развитием и соотношением положительных и отрицательных признаков. Именно эти средние или типичные сорта представляют наибольшую ценность, так как обладают возможностью адаптации к большему числу постоянно изменяющихся факторов внешней среды ввиду наличия резерва для изменений в обе стороны от средних по большинству признаков. Понятие идеального в смысле наилучшего по всем показателям сорта в качестве формального методического приема используют В. Г. Нестеров и Б. Бобылев [1973] для комплексной оценки сортов пшеницы по их достоинствам, что не вызывает особых возражений. Однако следовало бы испытать в качестве опорной точки отсчета также и сорт, средний по всем показателям.

Во всех отраслях растениеводства должна быть глубже изучена и больше применяться комплексная оптимизация агротехнических мероприятий, т. е. выбор оптимального режима температуры, освещения, полива, густоты стояния растений, количества удобрений и в результате — оптимизация обилия плодоношения, роста вегетативной массы и продолжительности жизни растений. На явления возмещающей изменчивости ока-

зывают большое влияние в связи с указанными также и географические факторы. Поэтому очень важно разработать географические зоны оптимального урожая возделываемых видов или сортов в СССР, с тем чтобы добиться максимальной производительности земель каждого района страны.

Отметим, что при изучении компенсационных модификаций и взаимосвязей методы математической статистики вполне результативны, и в ближайшей перспективе для них в этом отношении не предвидится более достойной замены.

Изучение явлений оптимума на уровнях жизненных форм и видовом (см. главу 2), благодаря возможностям пространственного его выражения, позволило более наглядно представить сущность оптимума, выделить критические границы связанных с ним переходных явлений и найти методы количественной интерпретации некоторых из них. Разработкой понятия фитогеографического оптимума намечены пути дальнейшего теоретического развития интродукции растений, выявлена несостоятельность теории быстрой акклиматизации в пределах онтогенеза и установлено место интродукции в системе наук как экспериментальной части биогеографии. Уточнено содержание понятия интродукции в зависимости от того, в каком направлении переносят растение: различается положительная интродукция, если данный экологический фактор (например, средняя температура воздуха при переносе с севера на юг) возрастает по своей величине, и отрицательная интродукция, если интенсивность фактора внешней среды при этом снижается. При нейтральной интродукции не происходит существенного изменения по отношению к отдельным факторам, например к фотопериоду, при переносе растения с запада на восток или в обратном направлении.

Степень сходства условий первичного и вторичного ареалов в значительной мере определяет степень жизнеспособности и продолжительности выживания растения во вторичном ареале.

Оптимумом вида является в основном центральная часть его естественного ареала и достаточно сходные с ней по комплексу условий области. Пессимума вид достигает там, где экологические условия вызывают заметные патологические изменения и гибель растений, большей частью за границами первичного ареала. Области оптимума и пессимума разделяет переходная зона, занимающая периферию первичного ареала, в которой происходит падение жизнеспособности растений по закону логистической кривой, если принять за интегрированный показатель жизнеспособности зимостойкость растений.

Принимая во внимание различные литературные данные, можно сделать вывод, что адаптивные реакции организмов на изменение первичных факторов среды сходны у всех живых организмов, как животных, так и растений: в частности, математические законы, относящиеся к действию температуры, практически одинаковы для любых явлений жизнедеятельности.

За критерий оптимума у растений можно принять тот же, ко-

торый предложен П. В. Терентьевым [1936, 1940, 1946, 1947] для животных: т. е. оптимальным климатом считается такой, при котором колебания погоды вызывают минимум изменений в организмах.

Зона комфорта тех организмов, для которых наиболее важными факторами существования являются среднегодовая температура воздуха и фотопериод, теоретически ограничена параллелью  $41^\circ$  в северном полушарии и близкой к ней в южном полушарии, так как против этого значения шкалы пересекаются кривые широтных изменений среднегодовой температуры воздуха и фотопериода. После точки пересечения дальнейшее одновременное увеличение фотопериода и уменьшение температуры становятся все более неблагоприятными для таких организмов, и севернее параллели  $41^\circ$  они вступают в зону адаптации. Граница между зонами комфорта, адаптации и дискомфорта, вероятно, не может быть проведена четко, ибо существует еще много чисто физических условий среды, которые при их географическом изменении вряд ли дадут кривые, пересекающиеся в той же точке.

В связи с установленными фактами зависимости физиологического состояния растений во вторичном ареале от географического положения первичного ареала к биоклиматическому закону Голкинса [Hopkins, 1938] следует сделать следующие дополнения: а) растения сохраняют зависимость наступления явлений от географических координат не только в условиях своего естественного ареала, но и, будучи перенесенными на другую широту, они сохраняют ту же ритмику во времени, которая присуща им была в первичном ареале. Следовательно, аргументом или причиной в этом явлении следует считать не географические координаты, а консерватизм наследственности растений; б) зависимость биогеографических феноменов от широты выражается чаще криволинейно: параболлами второго порядка, логистическими функциями и т. п. и крайне редко—прямолинейной функцией.

Падение устойчивости жизненных форм и систематических таксонов по отношению к совокупности факторов внешней среды в пределах своего ареала происходит по закону обратной логистической кривой, точка срединного перегиба которой определяет границу между зонами оптимума и адаптации у таксона.

При помощи пяти независимых и контролируемых друг друга способов и на различных объектах доказано существование фитогеографической константы, или критической линии, проходящей в северном полушарии примерно по параллели  $41^\circ$ . Посредством биометрических методов установлено, что высотную и полярные границы распространения деревьев определяет изотерма июля  $+10^\circ$ . Границу леса и отдельных деревьев, которые различают до сих пор, можно отождествить, так как статистически достоверной разницы между ними нет; в целях же более

четкой идентификации на пределах распространения рекоменду-  
ется фиксировать границу отдельных деревьев.

Увеличение высоты верхней границы распространения де-  
реьев в горах при движении с севера на юг находится в тес-  
ной корреляционной зависимости от географической широты и  
происходит по закону параболы второго порядка, анализ кото-  
рой также показал, что  $68^{\circ}$  — это средняя широта полярной гра-  
ницы неугнетенных деревьев в северном полушарии. Аналогич-  
ным исследованием установлено, что полярная граница деревьев  
в южном полушарии в среднем проходит по параллели  $51^{\circ}$ .

При помощи нескольких независимых способов подтвержде-  
но, что термозекватор земли находится на несколько градусов се-  
вернее астрономического и что его существование и положение  
определяют собой фитоэекватор зоны комфорта жизненной фор-  
мы фанерофитов, который проходит примерно по  $2^{\circ}$  с. ш.

Найдены центральные линии зон прагматического оптимума  
произрастания сосны обыкновенной ( $51,2^{\circ}$  с. ш.) и березы белой  
( $54,6^{\circ}$  с. ш.), что позволяет определить наиболее экономические  
целесообразные зоны выращивания древесины этих двух видов.  
В результате обработки и анализа результатов многолетних  
фенологических наблюдений по двум жизненным формам: фане-  
рофитам (в Ленинграде) и травянистым многолетникам (в Моск-  
ве) в общей сложности более чем на 1800 видах установлено  
понятие хронологического оптимума отдельных фенофаз и их  
комплекса, фенологической моно- и политипичности, найдена  
корреляционная зависимость времени зацветания интродуциро-  
ванных видов зимолости от широты их естественного ареала,  
выведена формула расчета интервала взлешенного ряда, в ко-  
тором будет находиться определенное число видов, а также  
формула показателя концентрации и получен метод уравнивания  
интервалов взвешенных рядов по их концентрации частот.

Разработан показатель фенологической атипичности, осно-  
ванный на принципе минимизации суммы нормированных откло-  
нений, применимый для отыскания типичных видов как по от-  
дельным фенофазам, так и по любой их совокупности. Найден  
графический способ (при помощи построения кумуляты) опре-  
деления числа типичных вариантов в совокупности. Методом пе-  
ресечения встречных кривых средней температуры воздуха и но-  
ктопериода найдены теоретические хронологические границы  
вегетационного периода в г. Москве: с 5 апреля по 3 октября и  
в Ленинграде: с 16 апреля по 6 октября. Количественные пока-  
затели оптимума в том или ином явлении можно найти пятью  
простыми, главным образом графическими методами, перечис-  
ленными в главе 2.

Для моделирования различных биологических процессов и  
явлений и более широкого применения к ним математических  
методов вообще необходима общая теоретическая основа, кото-  
рая позволила бы количественно связывать с ней на любом уров-  
не изменения факторов и других компонентов явлений внешней



среды. Такой основой вполне может быть теория оптимума, в чем заключается ее универсальное методически познавательное значение.

В результате изучения оптимума у растений на трех уровнях — особи, вида и жизненной формы — выявились следующие закономерности и особенности.

1. Оптимум может наблюдаться лишь при наличии коррелятивной криволинейной связи не менее чем двух объектов, факторов или явлений по типу двускатной кривой или соответствующей поверхности.

2. Зоне оптимума сочетания двух и более факторов соответствуют корреляционный эллипс, или тело (в терминах математической статистики).

3. Для образования зоны оптимума по типу корреляционного эллипса или тела необходимо соответствующее расположение центров типичности у связанных факторов. Следовательно: 1) один взятый отдельно объект или фактор не может находиться в оптимуме; 2) для появления оптимума обязательно наличие не менее двух процессов или совокупностей объектов; 3) для образования оптимума две или более совокупности объектов должны находиться в корреляционной связи; 4) зависимость между объектами должна при этом иметь криволинейную форму по типу двускатной кривой.

Только при одновременном соблюдении трех последних из указанных условий два или более факторов могут образовать оптимум при их сочетании. Общее определение оптимума, таким образом, можно дать в следующей формулировке.

Оптимум — состояние (значения) и соотношение (пропорция) двух или более факторов внешней среды или признаков организма, наиболее благоприятное для протекания конкретных физиологических процессов, жизнедеятельности организма, видовых популяций, типов жизненных форм или для получения от них максимального количества того или иного полезного для человека продуцента.

Пессимум — состояние двух и более факторов или признаков, наиболее неблагоприятное для жизнедеятельности названных категорий. Частные определения разновидностей оптимума в основном зависят от принятого критерия оптимальности и сферы его действия. Приведем некоторые из них.

Площадь ареала, в которой населяющие его особи находят условия, наиболее благоприятные для филогенеза данного вида, есть его естественный биогеографический оптимум.

Естественным оптимумом называется та совокупность имеющих значение факторов, при которой обеспечивается наиболее благоприятное направление онтогенеза и филогенеза для самосохранения и распространения данной особи и вида. Прагматическим оптимумом называется то состояние и соотношение факторов жизнедеятельности, при котором получается максимальное количество какого-либо полезного продуцента, участвующего в

хозяйственной деятельности человека, или минимальное — нежелательного продуцента.

При прагматическом критерии оптимума необходимость учета направления филогенеза, которое было бы благоприятным для самосохранения вида, обычно игнорируется. В зависимости от сферы применения оптимум может быть хронологическим, в частности онтогенетическим и филогенетическим, т. е. существующим во времени, и фитогеографическим применительно к пространству. Зоной комфорта в фитогеографическом смысле называется площадь оптимума вида и зона адаптации, прилегающая к ней. Периферийная граница зоны адаптации в идеальном случае совпадает с границей ареала вида или линии пессимума; но если ареал вида по каким-либо причинам меньше зоны комфорта, то недостающая часть последней составляет резерв для интродукции данного вида. Конечно, как площадь оптимума, так и зона адаптации могут быть дизъюнктивными, подобно ареалу. Прочая территория, кроме зоны комфорта, составляет зону дискомфорта; эти две зоны разделяет линия пессимума.

Разработан метод моно- и политипичной идентификации биологических объектов и других вариант совокупностей посредством показателей  $\Phi$  и  $\Phi_1$ , построенных на основе нормированных шкал оценок зимостойкости древесных растений, а также программа селекционной работы по выведению новых сортов с применением биометрии. В результате более углубленного изучения свойств кривой нормального распределения намечены основные принципы теории сигмальных шкал балльной оценки объектов; введены понятия типичности и нормы, даны их количественные интерпретации в терминах математической статистики и установлена исходная обобщенная единица измерения типичности и нормы — среднее квадратическое отклонение, которое позволяет нормировать меру типичности любых объектов, следовательно, сравнивать и обобщать их по этому показателю.

Изучаемые понятия — норма, типичность и оптимальность — тесно между собой связаны правилом наименьших отклонений от центра типичности (от средней арифметической), разница лишь в том, что типичное (без учета знаков отклонений) и норму (с учетом знаков отклонения) можно выявить по распределению частот одного признака, а оптимальное как минимум по двумерному распределению, т. е. по сочетанию двух или более коррелированных признаков. В некоторой степени оптимум — это совмещение или область совпадения норм двух и более признаков.

Большую помощь в исследованиях различных совокупностей растений оказывает построение взвешенных рядов и графиков их частот, которые во многих случаях характеризуют совокупность в данный момент и указывают направление, в котором она должна развиваться, чтобы далее восстановить свое нормальное, естественное состояние. При этом следует учитывать,

что выбор признака для этой цели не имеет решающего значения, так как у большинства признаков (но не у всех) изменения в типе распределения обычно проходят параллельно; например, это относится к четырем морфологическим признакам гелинума. Направление изменения типа распределения в сторону нормального обычно совпадает со знаком асимметрии. Если ряд распределения признака имеет положительную асимметрию, то основная масса данных должна приобрести большую величину, а при отрицательной асимметрии данные, напротив, слишком велики по величине, и для возврата совокупности в естественное состояние большинство вариант совокупности должно приобрести меньшие значения.

Норма присуща каждому явлению и предмету в качестве неотъемлемого свойства каждого из их признаков, но выявлена она может быть только на совокупностях, достаточных по числу данных измерений или подсчетов этих признаков. Объем указанных совокупностей при этом должен быть репрезентативным в первую очередь для идентификации типа распределения признака и точек перегиба кривой полигона частот. При организации совокупностей для изучения нормы достаточно применять обычные формулы определения численности репрезентативных выборок.

Норму при естественном состоянии признака обычно составляет большая часть дат совокупности, ограниченная значениями признака  $\pm\sigma$ . В совокупностях, образованных из дат признака, состояние которого находится в переходной фазе или нарушено какими-либо посторонними воздействиями или процессами, число дат, относящихся к норме, становится меньше 68,26% (от всего их числа), и кривая распределения частот при этом становится асимметричной в отрицательном (в конце процесса) или положительном (в начале процесса) направлениях. Количественное определение нормы открывает новые возможности в изучении биологических явлений и применении понятия нормы на практике. В частности, возможно применение количественного критерия для выделения новых таксономических различий. Виды можно идентифицировать на основе средней нормы по роду, сорта — по средней норме для данной сортогруппы, аналогично и по другим таксонам различного ранга.

Норма и отклонения от нее органично и необходимо взаимосвязаны и обусловлены, что, в частности, должно служить предпосылкой при изучении фитоассоциаций, общая продуктивность и рациональность построения которых тем больше, чем сложнее их состав по возрасту и числу видов. Существование обязательных отклонений от нормы у любого вида является генетическим резервом на случай всевозможных будущих изменений окружающей среды и, следовательно, условием выживания вида. Все три рассматриваемых в работе понятия — оптимум, норма и типичность имеют общую количественную основу — их основное содержание заключается в центральном интервале значений дан-

ных признаков, в границах  $M \pm \sigma$ , где  $M$  — средняя арифметическая,  $\sigma$  — среднее квадратическое отклонение. Разница лишь в том, что типичность — это норма без знака, а оптимум — область совмещения норм двух и более признаков.

В предыдущих главах не делалось особого различия между понятиями типичность и норма, когда для их идентификации применяли показатели  $\Phi$  и  $\Phi_1$ , так как эти понятия часто совпадают, в том числе и в количественном отношении. Однако в некоторых исследованиях и случаях применения эти понятия требуют разграничения. Например, в систематике для выделения таксонов как по отдельным признакам, так и по их комплексу знак отклонения от центра типичности не имеет значения, поэтому для этих целей следует использовать показатель атипичности  $\Phi$  (без учета знаков отклонений). При исследовании нормы как комплекса, так и отдельных признаков и оптимума важно знать направление отклонений от центра типичности, поэтому здесь следует применять критерий  $\Phi_1$  (с учетом знаков отклонений), который лучше называть показателем аномальности. Если  $\Phi_1$  применяется к характеристике оптимума, что возможно лишь при комплексе признаков, то его более точно следует называть показателем пессимальности, или показателем пессимума.

В качестве нового показателя информативности какой-либо совокупности данных, относящихся к отдельному признаку или явлению, может служить показатель концентрации нормы [Зайцев, 1981]:

$$K_N = \frac{p}{0,6826},$$

где  $p$  — доля вариантов, находящихся в пределах  $\pm 1\sigma$  эмпирического распределения величин некоторого признака. Величина  $K_N$  отражает степень нормологической репрезентативности данного ряда или количественную обеспеченность нормы признака, нормогенного ядра совокупности. Таким образом,  $K_N$  может служить показателем полноты содержания или субстанции данного массива, характеризующего некоторый признак, а также является критерием того, что данный ряд может быть использован для получения показателей нормы и типичности  $\Phi$ , и  $\Phi_1$  ( $K_N \geq 1$ ) или же в данной совокупности недостаточно типичных для нее вариант ( $K_N < 1$ ).

Одной из целей данной работы, как указано во введении, было попутное рассмотрение в качестве методологического вопроса условий, возможностей и эффективности применения методов математической статистики в биологических исследованиях. Главная особенность, которая наиболее полно отражает суть этих методов, — их универсальность. Методы математической статистики могут быть применены и применяются без изменения в любой отрасли биологии и других наук, технике, на различных производствах и во многих сферах человеческой деятельности, где требуется принять решение в неясной ситуации

или оценить достоверность вывода. По универсальности применения математическая статистика близка к философии, и при внимательном рассмотрении между ними обнаруживается удивительное сходство, вплоть до того что можно считать основные понятия математической статистики количественной интерпретацией философских категорий.

Далее исходя из данных биометрии рассмотрены некоторые философские категории и понятия (выделены в тексте шрифтом). Для теории научного познания объективно существующей действительности, особенно математическими методами, важное значение имеет диалектическое единство противоречий, которое можно обнаружить между точностью и неточностью в любом понятии, а также между объемом понятия и степенью детализации (генерализации) или между степенью абстракции и объемом понятия.

Несколько упрощая положение вещей, можно утверждать, что в данном случае точность вызывает неточность. В самом деле, чем больше требования по точности мы предъявляем к каким-либо предметам, тем меньше в реальной действительности можем найти предметов, удовлетворяющих данному определению предмета, и, напротив, тем больше одновременно становится количество неточных предметов этого рода, не удовлетворяющих нашим требованиям по точности определения.

Долгое пользование детерминистическими методами выявило множество несоответствий практике — теоретических критериев, в результате чего возникла необходимость в более широком вероятностном подходе к сути многих явлений. Заметим, что появление в такой высокоразвитой науке, как физика, новой ее отрасли — статистической физики не случайно.

Практика являясь единственным критерием истины, имеет с ней и теорией соотношение, которое заключается в том, что теория по мере увеличения ее детализации и точности все более приближается к практике, к реально существующей действительности. Затем в некоторой точке соответствие теоретической модели явления находит свой генсеологический оптимум, максимально приближаясь к действительности, что и можно считать истиной. Однако с дальнейшим повышением точности и детализации понятия оно все более отклоняется от сути реально существующего явления и снова обращается в одну из случайностей, из совокупности которых оно было первоначально выделено. Процесс выделения закономерности из совокупности случайностей состоит в сокращении (за счет второстепенных) числа действующих факторов, что создает благоприятные условия для выявления ведущих факторов, или же это происходит при соответствующих условиях путем направленного отбора предметов или фактов. Обратный процесс: увеличение числа действующих факторов приводит к тому, что за их массой становится неясной суть закономерности, и мы лишаемся возможности выделить однородную совокупность фактов или предметов, соответствующую

щую этому явлению, ибо связываем себя тем числом условий и ограничений, которое соответствует числу факторов, участвующих в построении данной теоретической модели, вследствие чего последняя приобретает в значительной мере случайный характер.

Таким образом, чем больше мы уточняем какой-либо закон, тем больше суживаем сферу его действия и тем больше приближаем его к одной из случайностей, совокупность которых его составляет. Следовательно, в каждом законе при его формулировке должно быть найдено оптимальное соотношение между его противоречивыми сторонами: точность и детализация, содной стороны, и сфера, или объем, применения и степень или сила абстракции — с другой.

Например, существует основная закономерность снижения высоты верхней границы деревьев в горах по параболе второго порядка в направлении от экватора к полюсам. Если пытаться применить эту закономерность к отдельному горному массиву, то окажется, что эта закономерность будет слишком «груба» для конкретного горного массива и потребуются введение дополнительных условий и факторов для ее детализации. Однако в таком усложненном виде эта закономерность перестает быть ведущей и непригодна для других горных массивов.

Таким образом, совокупность закономерностей может образовывать новую закономерность, но сами составляющие ее закономерности превращаются при этом в случайности по отношению к закономерности высшего ранга.

Правило оптимума в биологических явлениях было впервые сформулировано П. В. Терентьевым [1951] и, как показали дальнейшие исследования, оказалось приложимым к весьма широкому кругу вопросов. Правило оптимума приложимо и к такому основному принципу биологии, как эволюция, и к более узким вопросам морфологических корреляций органов. Так, стадии эволюции по терминологии А. Н. Северцева [1939] у каждого вида могут быть расположены по двускатной кривой: ароморфоз, идиоадаптация, регресс, что соответствует зарождению вида и наращиванию его жизнеспособности, периоду его расцвета, падению жизнеспособности и вырождению вида.

Поэтому правило оптимума может считаться и методом исследования, особо ценным тем, что благодаря нему облегчается математическое моделирование изучаемых явлений.

Статистическая совокупность, включая ее статистики и динамику ее образования, особенно емкое понятие и может послужить иллюстрацией проявления многих философских понятий и законов. Статистическая совокупность вариант случайной величины и ее статистики относятся друг к другу так же, как форма и содержание, акциденция и субстанция, случайность и закономерность, модус и атрибут, случайность и необходимость, явление и сущность. Составляя статистическую совокупность, мы

производим синтез, а «извлекая» из совокупности ее статистики — осуществляем анализ.

Увеличивая выборку из основной совокупности до того объема, который делает ее репрезентативной и ее статистики достоверными, переходят границу между **возможностью** и **действительностью**. Совокупность и составляющие ее даты так же как общее и отдельные существуют только одно через другое, в неразрывной связи.

В последовательности понятий математической статистики: варианта, выборочная совокупность и генеральная совокупность — без труда можно узнать **единичное, особенное и всеобщее**. Статистики репрезентативной выборки по отношению к параметрам генеральной совокупности являются **адекватным познанием, или относительной и абсолютной истиной**.

Применением статистик выборочной совокупности для оценки параметров генеральной совокупности осуществляют **дедукцию**; получение статистик вместе с процессом формирования совокупности является **индукцией**.

Для изучения интересен вопрос о подробностях проявления **закона перехода количества в качество**. Возможно и обратное направление этого процесса, хотя это и не имеет ранга закономерности, а скорее является одной из деталей процесса познания. Дело в том, что малоизученные явления при исследовании большей частью сначала оцениваются как качественные. По мере изучения к ним начинают применять **количественные оценки**, чаще глазомерно в баллах, далее с разработкой и применением **новых приборов** получают более точные количественные показатели изучаемого процесса, который вместе с этим перестает быть качественным.

В каждом конкретном процессе перехода количества в качество имеется исходная единица учета, или квант количества, соответствующий данному уровню качества. Для **клеточного уровня** изучения таким квантом количества является клетка, а для **организменного уровня** — особь и т. д. Таким образом, конкретный квант количества характеризует определенный уровень качества.

При переходе от одного уровня качества к следующему, высшему уровню квант количества последующего уровня качества обязательно включает в себя определенное множество квантов количества предыдущего уровня качества. Благодаря этому правилу легко отличить истинные проявления закона перехода количества в качество от мнимых, искусственных, механически составленных подразделений некоего множества.

Однако величина выборки должна соответствовать конкретной задаче изучения. В биометрии обычно ограничивается нижний предел объема достаточной выборки, когда она должна быть не меньше определенного числа. Интересным, хотя и довольно трудным является вопрос об оптимальном размере выборки, так

как вполне возможно, что слишком большие выборки так же затрудняют выявление закономерности, как и слишком малые.

Биометрические методы, особенно корреляционный анализ, являются единственным научным методом количественного изучения всеобщей связи явлений. Из важнейшего положения диалектического материализма о том, что ни одно явление не может быть понято изолированно, со всей очевидностью вытекает необходимость применения корреляционного анализа в биологических, как и любых других, исследованиях.

Положение о всеобщей связи явлений косвенно и количественно доказывается тем фактом, что показатели корреляции в конкретных исследованиях никогда не достигают своего максимального возможного значения — единицы. Корреляционный и регрессионный анализы, позволяющие выразить закономерности аналитически и графически, дают возможность научного предвидения.

Поиски и выведение закономерностей в биологии главным образом связей и различий между явлениями посредством биометрических методов, представляют собой наиболее совершенный вид научной абстракции и опосредованного познания.

Ярко выявляется единство диалектического материализма и биометрии по вопросу о форме, которая не может быть познана по единичному явлению и предмету; тем не менее, по-видимому, следует глубже исследовать вопрос о взаимоотношениях формы и содержания, так как возникает вопрос об однозначности содержания, соответствующего данной форме. Дело в том, что если под статистиками совокупности понимать ее содержание, то оказывается, что одна форма может иметь несколько содержаний. Одним содержанием (статистикой) формы (совокупности) может быть, например, средняя арифметическая, а другим содержанием в той же форме может быть показатель ее изменчивости: среднее квадратическое отклонение или коэффициент вариации.

Интуиция как способ познания иррационализма не случайно имела некоторое распространение в таких малоразвитых науках, как биология, психология, социология и ввиду ее крайне малой результативности в науке отвергается диалектическим материализмом как самостоятельный способ познания.

Из того факта, что необходимо существует норма в пределах сигмальных отклонений у любого признака, вытекает положение об относительности категории однородности. Полностью однородных массивов данных по какому-либо признаку не существует, так как массив реальных данных всегда можно разделить на типичные и нетипичные варианты, поскольку любой признак варьирует и обладает дисперсией своих величин.

Наиболее близкими к объективной истине в биологии являются закономерности, полученные при помощи биометрического анализа достаточных по объему совокупностей данных. Таким образом, применение вероятностных методов математической



статистики в биологии имеет очень большое гносеологическое значение.

Поскольку любая детерминистическая закономерность является частным случаем более общей диалектически вероятностной закономерности, то для более глубокого познания биологических законов, вероятностных по своей сути, необходимо широкое применение методов, связанных с математико-статистическим аппаратом анализа.

Применяя математический анализ в биологии, мы отнюдь не вносим в нее чрезмерную абстрактность, как считают некоторые несведущие люди, и даже не вносим сюда особой точности, но, напротив, выявляем и принимаем во внимание реально существующую долю неточности и приближенности в наших суждениях. Неточность и приближенность, а также определенная степень категоричности (достоверности) в выводах биометрии в отличие от других разделов математики всегда обоснованы и точно определены, благодаря чему выводы имеют доверительный интервал суждения, что особенно необходимо в биологии с ее широкой амплитудой варьирования большинства изучаемых признаков.

Основные понятия оптимума и нормы, рассмотренные в работе, связаны между собой и эволюцией следующим образом:

1. Особи, обитающие в зоне естественного биогеографического оптимума, очевидно, в основном отражают филогенез данного вида.

2. Показателем того, что особи находятся в естественном биогеографическом или хронологическом оптимуме, является соответствие комплекса их признаков морфофизиологическому оптимуму.)

3. Для состояния естественного морфофизиологического оптимума необходимым условием является то, что величины основных признаков особей находятся в пределах видовой нормы. Нормальное распределение величин основных признаков особей также указывает на то, что данная популяция находится в состоянии естественного морфофизиологического и биогеографического оптимума. Области определения норм двух или более сопряженных признаков — факторов совпадают в том случае, если последние находятся в состоянии оптимума.

Таким образом, понятие нормы является исходной предпосылкой для морфофизиологического оптимума, определяющего в свою очередь биогеографический оптимум и, далее филогенез вида.

Для состояния прагматического оптимума, по-видимому, необходимыми условиями являются состояние нормы и совпадение областей ее определения у всех признаков организма.

Исследования явлений оптимума у организмов земли являются необходимым этапом в развитии общей и космической биологии.

Для применения в практике могут быть рекомендованы следующие результаты работы.

Предлагается методика выявления зон прагматического оптимума для возделывания культурных растений и на этой основе реорганизация географического размещения сельскохозяйственных, лесных, плодовых, технических, лекарственных и других культур в нашей стране. Необходимо разработать ассортимент растений, наиболее соответствующий климатическим и почвенным условиям каждой области (района) страны, что должно дать повышение производительности земель без существенного увеличения материальных и трудовых затрат.

В лесоустройстве рекомендуется использовать данные о зонах прагматического оптимума выращивания сосны обыкновенной и березы белой на территории РСФСР.

Ботаническим садам и другим интродукционным учреждениям следует применять в своей работе теорию оптимума, больше уделять внимания обработке результатов фенологических наблюдений, что даст возможность объективно оценивать результаты интродукции.

Организациям, занимающимся озеленением, при составлении проектов декоративных композиций рекомендуется применять шкалу пропорций размеров и график отношений золотого сечения.

Во всех отраслях растениеводства следует глубже изучать и больше применять комплексную оптимизацию, направленную на создание рационального режима температуры, освещения, густоты стояния растений, соотношения вегетативной и репродуктивной массы, а также продолжительности жизни растений и ряда агротехнических мероприятий.

Для обоснованного выбора направления селекционной работы необходимо проводить предварительное изучение корреляционных взаимосвязей всех основных морфологических и физиологических признаков растений.

Теория оптимума соответствует следующая программа интродукции.

1. Территория страны должна быть разделена на достаточно однородные в своих пределах климатические районы, с определением амплитуды колебаний и количественных границ нормы температуры и влажности воздуха, фотопериода и других факторов по месяцам года по каждому району.

2. Определение народнохозяйственного значения каждого из видов растений, обитающих в этих районах, и выявление региональных и общих потребностей в растительном сырье различного назначения.

3. В результате сопоставления имеющихся ресурсов флоры и потребностей в сырье по районам и по стране в целом — разработка задания по введению в культуру местных растений или их интродукции из других районов.

4. Целевое изучение флоры страны и мировой флоры для определения источников привлечения видов с желательными свойствами.

5. Изучение в естественных ареалах количественных показателей оптимума по комплексу важнейших экологических факторов для намеченных к интродукции видов рекомендуется вести по следующей методике.

Намечают два прямых маршрута, пересекающих весь ареал вида с севера на юг и с запада на восток. На обоих маршрутах определяют, по возможности, через равные расстояния, места 12 точек (участков), в которых затем синхронно или в кратчайший период времени, на достаточной выборке измеряют величины одного-двух избранных признаков, например, высоту растений или их вегетативную и репродуктивную массу и др.

После статистической обработки полученных рядов из 12 точек, по материалам измерений на обоих маршрутах, получают величины сигмы (среднего квадратического отклонения) для признака оптимума. Отложив их от средней арифметической в обе стороны по обоим маршрутам, получают 4 точки, соответствующие границе биогеографического оптимума данного вида.

Дополнительные точки, уточняющие границу оптимума, можно найти на промежуточных маршрутах, руководствуясь известной величиной сигмы. Как только величины признака при измерениях в натуре начнут приближаться к значениям  $M \pm \sigma$ , дальнейшее продвижение на промежуточных маршрутах можно прекратить и отметить дополнительные точки границы оптимума.

Если отсутствуют соответствующие метеонаблюдения, то одновременно с измерением признаков растений собирают и аналогично обрабатывают данные по основным метеофакторам, например, температуре и влажности воздуха и почвы, длине дня и др.

Полученные материалы в их совокупности достаточны для определения границ оптимума в натуре и на карте.

В процессе апробации данной методики следует ее детализировать и уточнить для различных жизненных форм или других групп полезных растений. Более надежные результаты определения границ оптимума могут быть получены при двукратном проходе маршрутов: во время цветения и во время созревания плодов.

В соответствии с полученными параметрами оптимума введение в культуру растений в подходящих климатических районах.

Дальнейшее изучение интродуцентов ведется параллельно в опытной культуре и в фитотроне. Выявляют структуру морфофизиологических связей процессов роста, развития и продолжительности жизни интродуцентов, что позволит найти закономерность изменения их прагматического оптимума, установить тип ординации признаков, обеспечивающий наибольшую производительность культуры, и уточнить ее географическое районирование. В связи с выделением сортов, новых форм, что должно вызывать некоторый сдвиг параметров прагматического оптимума, предусмотренная работа, должна проводиться постоянно в контакте с агротехнической службой.

## ЛИТЕРАТУРА

- Алисов Б. П.** Проблема широтной климатической зональности.— Вестн. МГУ. Сер. Физ.-мат. и естеств. наук, 1953, № 5, вып. 3.
- Альсьмик П.** Кривая роста бульбы.— В кн.: Зб. Бульба і диняміка яе росту. Менск: Изд-во АН БССР, 1933.
- Амашинский И. Е.** Жоффруа Сент-Илер и его борьба против Кювье. М., 1955.
- Арцыбашев Д. Д.** Декоративное садоводство. М., 1941.
- Баня И., Марья Э.** Рост, развитие и плодоношение прививок сосны обыкновенной.— В кн.: Erdeszeti kutatások. Будапешт, 1963, Т. 1, 2.
- Баранов С. А.** Биологическое обоснование алгоритма оптимизации биосинтеза микроводорослей.— В кн.: Управляемый биосинтез. М.: Наука, 1966.
- Бекетов А. Н.** Две публичные лекции по акклиматизации.— Натуралист, 1864.
- Бекетов А. Н.** Из жизни природы и людей. СПб., 1870.
- Бекетов А. Н.** Об акклиматизации растений.— Тр. имп. Вольного экон. о-ва, 1886, т. 1.
- Бекетов А. Н.** География растений. СПб., 1896.
- Бекетов А. Н.** Гармония в природе.— Избранные произведения русских естествоиспытателей первой половины XIX века. М., 1959.
- Берг Л. С.** Основы климатологии. М.; Л., 1927.
- Библина Б. И.** Нагрузка молодых виноградных кустов.— Садоводство, виноградарство и виноделие Молдавии, 1960, № 2.
- Благовещенский В. А.** К вопросу о соотношениях между появлением отдельных листьев и о кривой Саякса.— Журн. Рус. ботан. о-ва, 1925, т. 8 (1923).
- Благовещенский В. А.** Продолжительность жизни растений.— Наука и жизнь, 1941, № 1.
- Богоров В. Г.** К проблеме биогеографического районирования океана.— Вопр. географии, 1960, сб. 48.
- Бойков А.** Нов метод за прясенка на сортове и селекционни материали в декоративното градинарство и други отрасли на растениевъдството.— Генетика и селекция. София, 1973, т. 6, № 5.
- Термический экватор.**— В кн.: БСЭ. 2-е изд. 1956, т. 42.
- Брежнев Д. Д.** Томаты. Л.: Колос, 1964.
- Будыко М. И.** Глобальная экология. М.: Мысль, 1977.
- Былов В. Н.** Основы сравнительной сортоосценки декоративных растений при интродукция: Автореф. дис. д-ра биол. наук. М.: ГБС АН СССР, 1976.
- Былов В. Н., Зайцев Г. Н., Лялина А. С.** Сад непрерывного цветения. М.: Наука, 1975.
- Вентцель Е. С.** Теория вероятностей. М.: Наука, 1969.
- Веньяминов А. И.** К биологии роста и плодоношения стандартных сортов вишен.— Науч. плодородство. Воронеж, 1934, № 1.
- Виноград Д. И.** Закономерности роста и развития корневой системы плодовых растений.— Докл. ВАСХНИЛ, 1938, № 9 (18).
- Виноградова Ю. С.** Математическая статистика и ее применение в текстильной и швейной промышленности. М.: Легкая индустрия, 1970.
- Вольф Э. Л.** Наблюдения над морозостойкостью деревянистых растений.— Тр. Бюро по прикл. ботанике, Пг., 1917, № 1 (98).
- Воробьев Н. Н.** Числа Фибоначчи. М.: Наука, 1969.
- Воронцова Т. Г.** Ритмичность роста корней плодовых культур в связи с развитием и ростом надземной части.— Докл. сов. ученых к 17-му Междунар. конгр. по садоводству. М.: МСХ СССР, 1966.

- Гареев Э. Э. Особенности образования цветочных почек у яблони. Автореф. дис. д-ра биол. наук. М., 1957а.
- Гареев Э. Э. Физиологическая роль листьев в образовании цветочных почек у яблони. Фрунзе, 1957б.
- Гейгер Р. Климат приземного слоя воздуха. М., 1931.
- Гельфандбейн П. С. Задачи обрезки в повышении зимостойкости деревьев яблони. — Бул. науч.-техн. информ. НИИ садоводства им. И. В. Мичурина, 1958, № 6.
- Геодакян В. А. О существовании обратной связи, регулирующей соотношение полов. — Пробл. кибернетики, 1965, вып. 13.
- Гердер Ф. Э. Сравнительная таблица среднего времени развития на открытом воздухе листьев и цветов и созревания плодов и растений в окрестностях Санкт-Петербурга, составленная по собственным наблюдениям с 1857 по 1870 год. — Тр. СПб. ботан. сада, 1872, т. 1, вып. II.
- Гете И. В. Избранные сочинения по естествознанию. М., 1957.
- Гильдеман. О происхождении прозябения и наружной форме растений. — Лесн. журн., 1937, № 2, ч. 1, кн. II.
- Гильдеман. О раннем образовании древесных семян. — Лесн. журн., 1849, № 16.
- Глинка Н. В. Путь создания новой агроботанической теории и важнейшие ошибки критиков Н. П. Кренке. — Селекция и семеноводство, 1953, № 4.
- Годнев Т. Н., Терензуева М. В. Влияние светового режима на урожай зерна и устойчивость стеблей овса против полегания. Минск, 1952.
- Гортикова Н. Н. К вопросу о влиянии размеров листовой площади на рост и развитие растений. — Эксперим. ботаника АН СССР. Сер. IV, 1940, вып. 4.
- Горячкин В. П. Общая схема явлений. — Науч.-агрон. журн., 1924, № 1.
- Гундар И. И., Калинин М. И. Регулирование цветения и плодоношения яблони химическими средствами. — Изв. ТСХА, 1961, вып. 1.
- Гупало П. И. Новое в управлении жизнью растений: (Управление жизнью растений путем регулирования взаимосвязи органов). М.: О-во по распростран. знаний, 1960.
- Гупало П. И. Возрастные изменения растений и их значение в растениеводстве: Дис. ... д-ра с.-х. наук М.: Житомир. с.-х. ин-т, 1961.
- Гурский А. В. Основные итоги интродукции древесных растений в СССР. М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1957.
- Гусев Ю. Д. О верхнем пределе произрастания деревьев и кустарников в Горно-Бадахшанской автономной области. — Ботан. журн., 1959, т. 44.
- Гусева Е. И., Кильчевский А. Л. Влияние минеральных удобрений на рост и плодоношение сливы Венгерка итальянская. — Тр. Сочин. плодовой зональной опыт. ст., 1934, вып. 8.
- Дажо Р. Основы экологии. М.: Прогресс, 1975.
- Дарвин Ч. Происхождение видов. М.: Л., 1937.
- Десятков А. С. Некоторые формы безлепестной яблони. — Ботан. журн., 1959, т. 44, № 11.
- Декандоль А. Введение к изучению ботаники. М., 1839. Т. 1.
- Де-Фриз Г. Племенное растениеводство (сортводство). СПб., 1910.
- Длин А. М. Факторный анализ в производстве. М.: Статистика, 1975.
- Дмитриева Е. А. Математическая статистика в почвоведении. М.: Изд-во МГУ, 1972.
- Добрунов Л. Г. Увеличение периода вегетации тау-сагыза. — Изв. АН КазССР, 1947, вып. 2.
- Добрунов Л. Г. Семенная продуктивность и показатель каучукообразования у тау-сагыза. — Изв. АН КазССР, 1949, № 76, вып. 3.
- Добрунов Л. Г. Физиологическая разнокачественность растений и явление корреляции. — В кн.: Рост растений. Львов, 1959.
- Доерфель К. Статистика в аналитической химии. М.: Мир, 1969.
- Домрачев Г. М., Ефимов С. Ф., Тимофеева А. В. Закон отрицания отрицания. М., 1961.

- Донских Н. П.* Биологические показатели продуктивности яблони.— Бюл. науч.-техн. информ. НИИ садоводства им. В. И. Мичурина, Мичуринск, 1958.
- Досталь Р.* Значение коррелятивных влияний корней и листьев в морфогенезе растений.— Физиология растений, 1956, т. 3, вып. 4.
- Дре Ф.* Экология. М.: Атомиздат, 1976.
- Дружинин Н. К.* Математическая статистика в экономике. М.: Статистика, 1971.
- Дубровицкая Н. И.* Продолжительность жизни растений и их органов.— Успехи соврем. биологии, 1957, т. 43, вып. 1.
- Дубровицкая Н. И.* Регенерация и возрастная изменчивость растений. М.: Изд-во АН СССР, 1961.
- Дубровицкая Н. И., Базавлук В. Ю.* О корреляции некоторых морфологических признаков со скороплодностью и скороспелостью у яблони.— Тр. ГБС, 1951, т. 2.
- Дубровицкая Н. И., Кренке А. Н.* О критике теории возрастной цикличности.— Успехи соврем. биологии, 1953, т. 36, вып. 1(4).
- Евтюхова М. А.* Географические расы золотой розги в климатических условиях г. Москвы.— Бюл. ГБС, 1959, вып. 34.
- Егоров М. А.* Вопросы зольного питания растений. Харьков, 1923.
- Заблуда Г. В.* Влияние удаления коранков у подсолнечника на урожай вегетативной массы.— Докл. АН СССР, 1938, т. 19, № 5.
- Завадовский М. М.* Противоречивое взаимодействие между органами. М.: Изд-во МГУ, 1941.
- Завадский К. М.* Учение о виде. Л.: Изд-во ЛГУ, 1961.
- Заец В. К.* Сравнительная зимостойкость сортов яблони.— Бюл. науч.-техн. информ. НИИ садоводства им. В. И. Мичурина, 1958, № 6.
- Зайцев Г. Н.* Зависимость между весом плодов и началом плодоношения у сильнорослых сортов яблони.— Ботан. журн., 1960, т. 45, № 10.
- Зайцев Г. Н.* Методика биометрических расчетов. М.: Наука, 1973.
- Зайцев Г. Н.* Применение биометрических методов в изучении явлений возмещающей изменчивости у растений. Л.: ВИР, 1967.
- Зайцев Г. Н.* Фенология травянистых многолетников. М.: Наука, 1978.
- Зайцев Г. Н.* Зона комфорта фанерофитов короткого дня в северном полушарии.— В кн.: Докл. отд-ний и комис. ГО СССР, 1968, вып. 6. Фенология.
- Зайцев Г. Н.* Опыт применения биометрических методов в географии растений.— Ботан. журн., 1964, 49, № 9.
- Зайцев Г. Н.* Биометрическое изучение сортов геликнума осеннего.— В кн.: Интродукция и приемы культуры цветочно-декоративных растений. М.: Наука, 1977.
- Зайцев Г. Н.* Фенология древесных растений. М.: Наука, 1981.
- Зайцев Г. Н., Демидова С. Ф.* К методике построения шкал для оценки зимостойкости древесных растений.— Бюл. ГБС, 1969, вып. 72.
- Иванов Н. Н.* Химический состав культурных растений и значение его для сельского хозяйства. Л., 1926.
- Игнатьев М. В.* Вопросы построения антропологических стандартов.— В кн.: Теория и методы антропологической стандартизации применительно к массовому производству изделий личного пользования. М.: МГУ, 1951.
- Илатов В. С.* Дифференциация древостоя.— Вестн. ЛГУ. Биология, 1968, № 21, вып. 4; 1969, № 15, вып. 3; 1970, № 3, вып. 1.
- Казарян В. О.* Физиологические основы онтогенеза растений. Ереван, 1959.
- Каминский А. А.* Климатические области восточной Европы.— Тр. по лесн. опыт. делу, 1924, т. 64.
- Картофель: (Сборник). М.: Колос, 1970.
- Кашкаров Д. Н.* Основы экологии животных. М.: Л., 1938.
- Келли Т. Л.* Статистические таблицы: Библиотека математических таблиц. М.: ВЦ АН СССР, 1966, вып. 35.
- Клебо Г.* Призвольное изменение растительных форм. М., 1905.
- Клеим Л., Риль Г. И., Зигель Х., Тролля В., Кобель Ф.* Математические методы статистического контроля в текстильной промышленности. М.: Легкая индустрия, 1971.

- Кобель Ф.* Плодоводство на физиологической основе. М., 1957.
- Кожанчиков И. В.* К вопросу о жизненном термическом оптимуме. Зоол. журн., 1946, т. 25, № 1.
- Колесников В. А.* Периоды роста и относительного покоя у плодовых растений.— Естествознание в школе, 1956, № 1.
- Комаров В. Л.* Монография рода *Сагарапа*.— Тр. СПб. ботан. сада, 1908, т. 29.
- Конавалов И. Н.* Роль листьев отдельных ярусов в процессах роста и накопления сахара корнями сахарной свеклы.— Сов. ботаника, 1943, № 6.
- Конавалов И. Н., Лерман Р. И., Михалева Е. Н., Шилова Н. Я.* Особенности физиологических процессов растений в связи с их приспособлением к новым условиям существования.— Тр. БИН. Сер. 4, 1960, вып. 14.
- Копержинский В. В.* Заторможенный рост как условие нормального образования семян у люцерны.— Селекция и семеноводство, 1946, № 3.
- Корнилов А. А., Костина В. С.* Об оптимальной площади листьев у гороха для получения высоких урожаев.— Физиология растений, 1965, т. 12, вып. 3.
- Королюк А. А.* О понимании нормы в биологии и медицине.— В кн.: Философские проблемы современной биологии. М.; Л.: Наука, 1966.
- Крамер П., Козловский Т.* Физиология древесных растений. М., 1963.
- Кренке Н. П.* Морфогенетический анализ хлопчатника.— В кн.: Феногенетическая изменчивость. М.: Биол. ин-т им. К. А. Тимирязева, 1933—1935, т. 1.
- Кренке Н. П.* Теория циклического старения и омоложения растений и практическое ее применение. М., 1940.
- Кречетава Н. В., Штейникова В. И.* Плодоношение кедра корейского. Хабаровск, 1963.
- Красовская И. В.* К изучению взаимоотношений в развитии надземных частей и корней у ячменя. Л., 1929.
- Красовская И. В.* Корневая система сельскохозяйственных растений при орошении.— Пробл. ботаники, 1955, вып. 2.
- Кружилик А. С.* Биологические особенности орошаемых культур. М., 1954.
- Кулагин Ю. З.* О феномене экологической эквивалентности.— Журн. общ. биологии, 1975, т. 36, № 5.
- Кулешов Н. Н.* Число листьев как показатель длины вегетационного периода у кукурузы.— Тр. по прикл. ботанике, 1931, т. 27, вып. 2.
- Лафарг П.* Сочинения. М.; Л.: Госиздат, 1925, Т. 1.
- Левинс Р.* Генетические последствия естественного отбора.— В кн.: Теоретическая и математическая биология. М.: Мир, 1968.
- Лесной фонд РСФСР. М.: Лесн. пром-сть, 1962.
- Любименко В. Н.* К вопросу о функциональной энергии листа в фотосинтезе.— Изв. Петрогр. науч. ин-та им. Лесгафта, 1921, т. 6.
- Любименко В. Н., Петелина А. М.* Еще к вопросу о функциональной энергии листа в фотосинтезе.— Изв. Гл. ботан. сада, 1922, т. 21.
- Лях С. П.* Адаптация микроорганизмов к низким температурам. М.: Наука, 1976.
- Майсурия Н. А.* Дефолиация как метод ускорения созревания бобовых растений.— Докл. ТСХА, 1956, вып. 22.
- Максимов В. Н., Федоров В. Д.* Применение методов математического планирования эксперимента при отыскании оптимальных условий культивирования микроорганизмов. М.: Изд-во МГУ, 1969.
- Максимов Н. А.* Подавление ростовых процессов как основная причина снижения урожая при засухе.— В кн.: Максимов Н. А. Избранные работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений. М., 1952, т. 1.
- Максимов Н. А.* Краткий курс физиологии растений. М.: Сельхозгиз, 1958.
- Малеев В. П.* Теоретические основы акклиматизации. Л., 1933.
- Мауэр Ф. Н.* Хлопчатник. Ташкент, 1954. Т. 1.
- Минина Е. Г.* Условия женской сексуализации почек дуба.— Докл. АН СССР, 1952, т. 86, № 1.
- Митропольский А. К.* Статистическое исчисление. Л.: ВЗЛТИ, 1952, 1.
- Мищурия И. В.* Сочинения. М., 1948. Т. 1—4.
- Молчанова З. Я.* Рост и плодоношение винограда при различной ассимиляции

- оной поверхности куста.— Тр. НИИ садоводства, виноградарства и виноделия им. Р. Р. Шредера. Ташкент, 1959, т. 23, ч. 2.
- Морозов Г. Ф.* Учение о лесе. М.: Л., 1928.
- Мошкова Б. С.* О критических и оптимальных фотопериодах.— Сов. ботаника, 1940, № 4.
- Нагорный А. В.* Старение и продление жизни. М., 1948.
- Нагорный А. В., Никитин В. Н., Буланкин И. Н.* Проблема старения и долголетия. М., 1963.
- Негуль А. М.* Эволюция размера семян и ягод у винограда.— Изв. ТСХА, 1960, т. 2(33).
- Нестеров В. Г.* Диалогический принцип познания природы.— Докл. ТСХА, 1959, вып. 48.
- Нестерова В. Г.* Биоэкологическая система повышения продуктивности лесов. М., 1964.
- Нестеров В. Г., Бобылев Б.* Применение электронно-вычислительных машин для комплексной оценки сорта сельскохозяйственных культур.— Междунар. с.-х. журн., 1973, № 3.
- Нестеров В. Г., Бредихин М. А.* Об экологическом оптимуме растений.— Докл. ТСХА, 1969, вып. 149.
- Нестеров В. Г., Иванников В. И.* Описание критерия Kd в многомерном пространстве.— Докл. ТСХА, 1969, вып. 149.
- Нестерович Н.* Влияние площади питания кендыря на его волокно.— За новое волокно, 1931, т. 11.
- Норм.— В кн.: БМЭ. 2-е изд. М.: 1961, 1975.
- Одум Ю.* Основы экологии. М.: Мир, 1975.
- Павлова В. Н.* Ботаническая география СССР. Алма-Ата, 1948.
- Пашкевич В. В.* Общая помология или учение о сортах плодовых деревьев. М.: Л., 1930.
- Пашкевич В. В.* Учебник садоводства, 1911, ч. 2.
- Палынов А. Н.* Зависимость развития растений от площадей питания на разных по плодородию почвах.— Изв. ТСХА, 1959, вып. 5.
- Плохинский Н. А.* Биометрия. М.: Наука, 1970.
- Покровская Т. В.* Климат Ленинграда. Л.: Гидрометеоиздат, 1957.
- Полищук А. Д.* Частности закономерностей морфогенеза у яблони.— Докл. ВАСХНИЛ, 1947, вып. 1.
- Поморский Ю. Л.* Вариационная статистика. Л.: Дет. обслед. ин-т им. А. С. Грибоедова, 1930, ч. 2.
- Правдин Л. Ф., Ирошников А. И.* Определение урожая шишек в кедровниках по среднему дереву в древостое.— Тр. Ин-та леса и древесины, 1963, т. 62.
- Прокофьев А. А.* Использование дефолиантов для усиления оттока ассимилятов в семена.— Физиология растений, 1965, т. 12, вып. 3.
- Расницын С. П.* Применение таксономического анализа для сравнения биотопов по их фауне и населению.— Журн. общ. биологии, 1965, т. 26, № 3.
- Римский-Корсаков М. Н.* Лесная энтомология. М.: Л., 1949.
- Ричардс П.* Растительность и тропический климат.— В кн.: Биометеорология. Л., 1965.
- Ро Л. М.* Плодородие фруктовых деревьев. СПб., 1913.
- Родионов М. С.* К методике определения количества листьев в молодых полезащитных лесных насаждениях.— Ботан. журн., 1956, 41, № 4.
- Розен Р.* Принцип оптимальности в биологии. М.: Мир, 1969.
- Ромашко Я. Д.* Биологические особенности плодоношения яблони и явление опадения цветов, завязей и плодов: Автореф. дисс. канд. с.-х. наук. Киев, 1954.
- Рубцов Л. И.* Долговечность декоративных деревьев и кустарников. Киев, 1953.
- Рябов И. Н.* Урожайность плодовых деревьев в связи с опылением. М.: Л., 1932.
- Ряднова И. М., Шелото М. И.* К вопросу о влиянии листовой поверхности на развитие плодов у некоторых сортов яблони.— Тр. Сев.-Кавк. ин-та спец. и техн. культур. Краснодар, 1932, т. 1, вып. 3.
- Сабинин Д. А.* Физиология развития растений. М., 1963.



- Саникидзе В. И.** К вопросу о старении чайных кустов.— Субтроп. культуры, 1960, № 1.
- Сапожникова С. А.** Микроклимат и местный климат. Л., 1950.
- Северцов А. Н.** Морфологические закономерности эволюции. М.; Л., 1939.
- Селянинов Г. Г.** К вопросу классификации сельскохозяйственных культур по климатическому признаку.— Тр. по с.-х. метеорологии, 1930, вып. 21, № 2.
- Семенов Г.** О влиянии возвышенности места на климат и прозябание.— Лесн. журн., 1836, ч. 1, кн. 3.
- Селетяева Д.** Статистические методы в научных медицинских исследованиях. М.: Медицина, 1968.
- Скрипичинский В. В.** Зависимость функционирования органов вегетативного воспроизведения многолетних и однолетних злаков от процесса образования семян.— Докл. АН СССР, 1958, т. 118, № 5.
- Соколов С. Я.** Современное состояние теории акклиматизации и интродукции растений.— Тр. БИН АН СССР, Сер. VI, 1957, вып. 5.
- Софронов М. Е.** Не плодоносящие деревья.— Прогрессивное садоводство и огородничество, 1912, № 47.
- Спенсер Г.** Основания биологии. СПб., 1870, Т. 1, 11.
- Степанов А. Д.** К определению понятия «норма» в медицине.— Вестн. АМН СССР, 1966, т. 1.
- Суслов И. П.** Общая теория статистики. М.: Статистика, 1970.
- Тарановская В. Г.** Об изменениях, вызываемых приемом кастрирования в растениях.— Опыт агрономия, 1927, т. 23, кн. 2.
- Терентьев П. В.** Влияние погоды на молочность коров.— Метеорология и гидрология, 1936, № 5.
- Терентьев П. В.** Животные и погода.— Природа, 1940, № 8.
- Терентьев П. В.** Опыт применения математической статистики к зоогеографии.— Вестн. ЛГУ, 1946, № 2.
- Терентьев П. В.** О применимости правила Бергмана к животным с постоянной температурой тела.— Вестн. ЛГУ, 1947, № 12.
- Терентьев П. В.** Влияние климатической температуры на размеры змей и бесхвостых земноводных.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1951, т. 56, № 2.
- Терентьев П. В.** Метод коррелятивных плеяд.— Вестн. ЛГУ. Сер. биол., 1959, № 9, вып. 2.
- Терентьев П. В.** Опыт применения анализа варьансы к качественному богатству фауны наземных позвоночных СССР.— Вестн. ЛГУ, 1963, т. 21.
- Терентьев П. В., Ростова Н. С.** Практикум по биометрии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1977.
- Товстоліс Д.** Дослідження над приростом сосни.— Журн. інст. бот. АН УРСР, 1938, № 16 (24).
- Тощевикова А. Г.** Особенности обмена веществ у скороспелых сортов хлопчатника.— Тр. Средне-аз. ун-та, 1950, вып. 18, кн. 7.
- Туманов И. И., Гареев Э. З.** Влияние органов плодоношения на материнское растение.— Тр. Ин-та физиологии растений, 1951, т. 7, вып. 2.
- Федоров А. И.** Методы математической статистики в биологии и опытно-дел. Алма-Ата, 1957.
- Филов А. И.** О корреляции признаков формы органов в пределах растения.— Бюл. по плодоводству, виноградарству и овощеводству, 1948, № 10.
- Фрувирт К.** Основы сельскохозяйственного семеноводства: (Племенное с.-х. растениеводство). СПб., 1905.
- Фрувирт К.** Селекция колониальных растений. Пг., 1915.
- Хильми Г. Ф.** Основы физики биосферы. Л.: Гидрометеонадат, 1966.
- Хильми Г. Ф.** Теоретическая биогеофизика леса. М.: Физматгиз, 1957.
- Хохлов С. С.** Гяплоидия у покрытосеменных растений. Саратов: СГУ, 1970. Ч. 1.
- Царегородцев Г. И.** Диалектический материализм и медицина. М.: Медицина, 1966.
- Чайлахян М. Х.** Основные закономерности онтогенеза высших растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959.
- Чендлер У. Х.** Плодоводство. М.: Л., 1935.
- Чепиков М. Г.** Современная революция в биологии. М.: Политиздат, 1976.

- Черненко Е. С. Изменение возрастных признаков у сортов различной скороспелости.— Тр. Плодоовощ. ин-та им. И. В. Мичурина, 1950, т. 6.
- Чугуниш Я. Влияние утери листвы на плодоношение яблони.— Сб. ВИЗР, 1934, № 8.
- Шафер В. Основы общей географии растений. М., 1956.
- Шитт П. Г. Агротехника плодоводества в континентальных районах Союза ССР. М., 1937.
- Шмальгаузен И. И. Изменчивость и смена адаптивных норм в процессе эволюции.— Журн. общ. биологии, 1940, т. 1, № 4.
- Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.; Л., 1942.
- Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции: (Теория стабилизирующего отбора). М.; Л., 1946.
- Шмальгаузен И. И. Интеграция биологических систем и их саморегуляция.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1961, т. 66, вып. 2.
- Шорников Б. С. О нерешенных проблемах ранжировки квантификации в статистической оценке качественных признаков в медико-биологическом эксперименте.— В кн.: Докл. МОИП за 1975 г.: Общ. биология. М.: Изд-во МГУ, 1978.
- Шелова О. А., Чернышева Е. В. Влияние механического уменьшения листовой площади на развитие растений, накопление сухой массы и урожай зерна у яровой пшеницы и ячменя.— Тр. по защите растений. Сер. 3, 1933, № 3.
- Эйдельман З. М. Влияние механического уменьшения листовой площади на рост и развитие культурных растений в связи с методикой учета повреждений от болезней.— Тр. по защите растений. Сер. 3, 1933, № 3.
- Югай Г. А. Философские проблемы теоретической биологии. М.: Мысль, 1976.
- Юл Д. Э., Кендалл М. Д. Теория статистики. М.: Госстатиздат ЦСУ СССР, 1960.
- Allen J. A. The evolution of species through climatic conditions.— Science, 1905, vol. 22, N 569.
- Allen W. E. What is an optimum?— Ecology, 1934, vol. 15.
- Balogh S. [Бялог Ш.]. Tenyeszeterület es a termeshozam korrelacioja maknal.— Herba hungarica, 1963. 1. 2, N 3.
- Bancroft W. D. A universal law.— Science, 1911, vol. 33, N 840.
- Bartholdi W. L. Influence of flowering and fruiting upon vegetative growth and tuber yield in the potato.— Minn. Agr. Exp. St. Techn. Bull., 1942, N 150.
- Berghaus H. Hohenlafel von 100 Gebirgsgruppen aus allen Erdtheilen.— Geograph. Jb., 1874, Bd. V.
- Blackman F. F. Optima and limiting factors.— Ann. Bot., 1905, vol. 19.
- Bolting G. W., Baskett W. J. Blossom thinning sprays increase fruit size of plums.— J. Dep. Agric. South Austr., 1958, vol. 62, N 1.
- Bradley M. V. Mean cell size in the mesocarp of mature peaches of different sizes.— Proc. Amer. Soc. Horlic. Sci., 1959, vol. 73.
- Brockmann-Ierosch H. Baumgrenze und Klimacharakter. Zürich, 1919.
- Bunning E. Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanze. B.: Springer-Verl., 1948.
- Burger H. Holz, Blattmenge und Zuwachs.— Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Versuchsw., 1929, Bd. 15, N 2; 1953, Bd. 29, N 1.
- Rüsgen M. Bau und Leben unserer Waldbäume. Jena, 1927.
- Cain S. A. Foundations of plant geography. N. Y., 1944.
- Chinoy J. J. Role of correlations between growth metabolism and development in elucidating the mechanism of their heredity.— J. Ind. Bot. Soc., 1966, vol. 45, N 1/2.
- Constantinescu N. Wechselbeziehungen zwischen Wachstum und Fruchtbildung als Grundlage für eine differenzierte Agrotechnik der Pflanzen, insbesondere von Baumobst und Weinreben.— Kühn-Arch., 1964, Bd. 78, N. 3/4.
- Cuvier G. Discours sur les revolutions de la surface du globe. 5e éd. P., 1828.
- Davis L. D., Davis M. M. Size in canning peaches. The relation between the

- diameter of cling peaches early in the season and at harvest.—*Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci.*, 1948, vol. 51.
- Denne M. P.* Fruit development and some tree factors affecting it.—*N. Z. J. Bot.*, 1963, vol. 1, N 3.
- Diels L.* Jugendformen und Blütenreife im Pflanzenreich. B., 1906.
- Dorand C.* Künstliche Steigerung der Gipfeltriebentwicklung bei *Pinus silvestris* L.—*MDDG*, 1931, N 43.
- Fechner J.* Psychophysik. Leipzig, 1860, Bd. 2.
- Frank A. B.* Die Krankheiten der Pflanzen. Breslau: Verl. von E. Trewendt, 1895, Bd. 1.
- Good R. A.* A theory of plant geography.—*New Phytol.*, 1931, vol. 30.
- Gorczyński W.* Nowe izotermy polski, Europy i kuli ziemskiej z dodatkiem o charakterze klimatycznym Polski.—*W-wa*, 1918.
- Haller M. H., Magness J. R.* The relation of leaf area to the growth and composition of apples.—*Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci.*, 1925, N 22.
- Hann I.* Handbuch der Klimatologie. Stuttgart, 1932.
- Harder R.* Notiz über die Abhängigkeit der Ausbildung der Blütenstände von der Grösse der photoperiodisch behandelten Blattfläche bei *Kalanchoe Blossfeldiana*.—*Flora*, 1944, Bd. 38, H. 1.
- Harper A. G.* Defoliation: its effects upon the growth and structure of the wood of *Larix*.—*Ann. Bot.*, 1913, vol. 27, N 108.
- Heinze W.* Über den Einfluss des Blattes auf den Blühtermin bei der Tomate.—*Naturwissenschaften*, 1959, Bd. 46, H 21.
- Hendrickson A. H., Vejmeyer F. J.* Sizes of prunes as influenced by differences in soil and irrigation treatment.—*Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci.*, 1948, vol. 51.
- Hermes K.* Die Lage der oberen Waldgrenze in den Gebirgen der Erde und ihr Abstand zur Schneegrenze.—*Köln. Geogr. Arb.*, 1955, Bd. 5.
- Hildebrandt F.* Die Lebensdauer und Vegetationsweise der Pflanzen ihre Ursachen und ihre Entwicklung.—*Bot. Jb. Syst. Pflanz. und Pfl.-Geogr.*, 1882, Bd. 11.
- Hindle R., Shutak I. V., Christopher E. P.* Relationship of wood thickness to blossoming rate of ripening and size of fruit on the highbush blueberry.—*Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci.*, 1957, vol. 70.
- Hopkins A. D.* Bioclimatics a science of life and climate relations.—*US Dep. Agr. Misc. Publ.*, 1938, N 280.
- Horsfall I. G., Heuberger I. W.* Causes, effects and control of defoliation on tomatoes.—*Conn. Agr. Exp. St. Bull.*, 1942, N 456.
- Huber B.* 4000 Jahre alte Kiefern.—*Umschau*, 1958, H. 8.
- Humboldt A.* De distributione geographica plantarum secundum coeli temperiem et altitudinem montium prolegomena. Lutetiae Parisiorum, 1817.
- Hustlich I.* The scotch pine in northernmost Finland and its dependence on the climate in the last decades.—*Acta bot. fennica*, 1948—1949, vol. 42/44.
- Jacobs W. P., Bullwinkel B.* Compensatory growth in *Coleus* shoots.—*Amer. J. Bot.*, 1953, vol. 40.
- Janisch E.* Das Exponentialgesetz als Grundlage einer vergleichenden Biologie. B., 1927.
- Jankiewicz L. C.* A cybernetic model of growth correlation in young apple trees.—*Biol. plant.*, 1972, vol. 14, N 1.
- Jeffree E. P.* A climatic pattern between latitudes 40° and 70° N and its probable influence on biological distributions.—*Proc. Linn. Soc. London*, 1960, vol. 171, p. 1.
- Kanngiesser F.* Über Lebensdauer der Sträucher.—*Flora*, 1907, Bd. 97.
- Kanngiesser F.* Zur Lebensdauer der Holzpflanzen.—*Flora*, 1909, Bd. 99, H. 4.
- Karsten G.* Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage nach Dr. A. F. W. Schimper.—*Geograph. Ztschr.*, 1899, H. 3. 5. Jahr.
- Keeble F., Nelson M. G., Snow R.* The integration of plant behaviour. II. The influence of the shoot on the growth of roots in seedlings.—*Proc. Roy. Soc. London B*, 1930, vol. 106.
- Kendall M. G., Buckland W. R.* A dictionary of statistical terms. Edinburgh, 1957.

- Kihlman A. O.* Pflanzenbiologische Studien aus Russisch Lappland.— Acta Soc. Fauna et Flora Fennica, 1890, vol. VI, N 3.
- Klages K. H. W.* Ecological crop geography. N. Y., 1942.
- Knight T.* A selection from the physiological and horticultural papers. L., 1841.
- Kny L.* On correlation in the growth of roots and shoots.— Ann. Bot., 1894, vol. VIII, N 31.
- Kobel F.* Lehrbuch des Obstbaus auf physiologischer Grundlage. B., 1931.
- Kraus G.* Ueber Alter und Wachstumsverhältnisse ostgranländischer Holzgewächse.— Bot. Zeitung, 1873, Bd. XXXI, N 33.
- Kugler H.* Einführung in die Blütenökologie. Iena, 1955.
- Labyak L. F., Schumacher F. X.* The contribution of its branches to the main stem growth of loblolly pine.— J. Forestry, 1954, vol. 52.
- Lachman W. H.* Some effects of blossom removal on vegetative development and defoliation in determinate tomato plants.— Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci., 1948, vol. 51.
- Lamb I. G. D., Golden I. D., Power M.* Chemical composition of the shoot leaves of the apple Laxton's Superb, as affected by biennial bearing.— J. Hortic. Sci., 1959, vol. 34, N 4.
- Lapin P. I.* Seasonal rhythm of development of woody plants and its importance in introduction.— Arnoldia, 1967, vol. 27, N 1/2.
- Leopold A. G., Janick J.* Experimental modification of plant senescence.— Plant physiol., 1959, vol. 34, N 5.
- Levins R.* Theory of fitness in a heterogeneous environment. 1. The fitness set and adaptive function.— Amer. Natur., 1962, vol. 96, N 891.
- Lilleland O., Brown J. G.* The relationship of fruit size in unthinned apricot trees to crop and season.— Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci., 1939, vol. 37.
- Linsser C.* Die periodischen Erscheinungen des Pflanzenlebens in ihrem Verhältnis zu den Wärmeerscheinungen.— Mem. Acad. Petersb., 1867, N 7.
- Locascio S. I., Martin F. G., Lundy H. W.* Plot size studies with watermelons.— Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci., 1966, vol. 89.
- Loomis W. E.* Growth correlations, chap. 11 in W. E. Loomis (ed.), Growth and differentiation in plants. Iowa: Iowa State College press, 1953.
- Lotka A. J.* Elements of physical biology. Baltimore, 1925.
- Luchwill L. C.* On the factors affecting the mean seed weight of tomato fruits.— New Phytol., 1939, vol. 38.
- Lundegardh H.* Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. Jena, 1957.
- Lutz F. E.* Geographic average a suggested method for the study of distribution.— Amer. Museum Novitates, 1921, N 5.
- Mac Dougal D. T.* Some correlations of leaves.— Bull. Torrey Bot. Club., 1903, vol. 30.
- Martin R.* Lehrbuch der Anthropologie in systematischer Darstellung mit besonderer Berücksichtigung der anthropologischen Methoden. Iena: Verl. von G. Fischer, 1928, Bd. 1.
- Martos V.* Experimental data concerning effect of plant roots on aerial parts.— Acta biol. (Budapest), 1959.
- Maximov N. A.* Internal factors of frost and drought resistance in plants.— Protoplasma, 1929, Bd. VII.
- Mayr H.* Waldbau auf naturgesetzlicher Grundlage. B., 1909.
- Mirskaja L.* Veränderungen an Pflanzen hervorgerufen durch Entfernung der Blüten.— Österr. Bot. Ztschr., 1926, Bd. 75.
- Mölich H.* Die Lebensdauer der Pflanzen. Iena, 1929.
- Möller C. M., Müller M. D., Jørgen N.* Ein Diagramm der Stoffproduction im Buchenwald.— Ber. Schweiz. bot. Ges., 1954, Bd. 64.
- Møller C. N., Müller M. D., Nielsen I.* Graphic presentation of dry matter production of beech.— Forstl. forsøgsv. Dan., 1954, 21, H. 3.
- Mooney H. A., Billings W. D.* Comparative physiological ecology of arctic and alpine populations of *Oxyria digyna*.— Ecol. Monogr., 1961, vol. 31.
- Murneek A. E.* Effects of correlation between vegetative and reproductive functions in the tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.).— Plant Physiol., 1926, vol. 1.

- Murreek A. E.** The embryo and endosperm in relation to fruit development with special reference to the apple *Malus sylvestris*.—*Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci.*, 1954, vol. 64.
- Naylor A. W.** Physiology of reproduction in plants.—*Surv. Biol. Progr.*, 1952, vol. 2.
- Olsson G.** Some relations between number of seeds per pod, seed size and oil content and the effects of selection for these characters in *Brassica* and *sinapis*.—*Hereditas*, 1960, vol. 46, N 1/2.
- Oerboek J.** Pineapples and hormones.—*Plant and Gardens*, 1952/1953, vol. 8, N 1.
- Pearsall W. H.** Correlations in development.—*Ann. Bot.*, 1923, vol. 37.
- Pfeffer W.** Pflanzenphysiologie: Bd. 1—II. Leipzig: Verl. von W. Engelmann, 1881.
- Pike F. H.** Adaptation considered as a special case under the theorem of Le Chatelier.—*Ecology*, 1923, vol. 4, N 2.
- Polunin N.** Introduction to plant geography, I., 1960.
- Precht H., Christophersen J., Hensel H.** Temperatur und Leben, B., 1955.
- Raunkjaer C.** Planterigetis livsformer og deres betydning for geographien. Kopenhagen; Kristiania, 1907.
- Raunkjaer C.** Plant life forms. Oxford, 1937.
- Rehder A.** Manual of cultivated trees and shrubs. N. Y.: Macmillan Co., 1949.
- Renvall A.** Ein Beitrag zur Kenntnis der sogenannte partiellen Variabilität der Kiefer.—*Acta forest. Fennica*, 1914, vol. 3, N 2.
- Rikli M.** Richtlinien der Pflanzengeographie Fortschritte d. naturw.—In: *Forschung von E. Abderhalten*: 3. Bd. 1911.
- Roberts R. H.** Growth and blossoming of some apples.—*Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci.*, 1948, vol. 51.
- Rogers W. S.** Root studies VIII. Apple root growth in relation to rootstock soil, seasonal and climatic factors.—*J. Pomology and Hortic. Sci.*, 1939, vol. 17, N 2.
- Rogers W. S., Booth G. A.** Relationship of crop and shoot growth in apple.—*J. Hortic. Sci.*, 1964, vol. 39, N 1.
- Sachs J.** Wirkung des Lichts auf die Blütenbildung unter Vermittlung der Laubblätter.—*Bot. Zeitung*, 1865.
- Salisbury E. I.** The geographical distribution of plants in relation to climatic factors.—*Geograph. J.*, 1926, vol. 67, N 4.
- Salisbury E. I.** The reproductive capacity of plants.—L., 1942.
- Schander H.** Untersuchungen über umweltbedingte Eigenschaften des Samens und Keimlings von Apfel und Birne.—*Angew. Bot.*, 1952, vol. 26.
- Schimper A. F. W.** Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage: Bd. 1—II. Jena, 1935.
- Schmithüsen P. I.** Allgemeine Vegetationsgeographie. B., 1961.
- Schnelle F.** Pflanzen-Phanologie. Leipzig, 1955.
- Simak M.** Beziehungen zwischen Samengröße und Samenzahl in verschieden große Zapfen eines Baumes *Pinus sylvestris*.—*Medd. Statens skogsforskningsinst.*, 1953, Bd. 43.
- Sinnot E. W.** Plant morphogenesis. N. Y., 1960.
- Snyder E., Harmon F. N.** Comparative value of nine rootstocks for ten vinifera grape varieties.—*Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci.*, 1948, vol. 51.
- Steenis C. G. G., Hamzah A., Toha M.** The mountain flora of Java. Leiden: E. J. Brill, 1972.
- Steinmetz F. H., Arny A. C.** A classification of the varieties of field beans *Phaseolus vulgaris*.—*J. Agr. Res.*, 1932, vol. 45.
- Stewart R. T.** Dwarfs in soybeans.—*J. Hered.*, 1927, vol. 18, N 6.
- Tetens O.** Ober den meteorologischen Äquator.—*Gerlands Beitr. Geophys.*, 1931, Bd. 32.
- Thomson J. A., Geddes P.** Life: outlines of general biology: 2 vols. N. Y., 1931.
- Troll C.** Klima und Pflanzenkleid der Erde in dreidimensionaler Sicht.—*Naturwissenschaften*, 1961, 48, J., H. 9.
- Vester H.** Die Aroale und Arealtypen der Angiospermen—Familien, 1 Teil.—*Bot. Arch.*, 1940, Bd. 41.

- Vickery R. K.* Growth in artificial climates — an indication of *Mimulus* ability to invade new habitats — *Ecology*, 1974, vol. 55.
- Vochting H.* Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüthen. — *Jahrb. für wiss. Bot.*, 1893, Bd. XXV, H. 2.
- Vochting H.* Zu T. A. Knight's Versuchen über Knollenbildung. — *Bot. Zeitung*, 1895, H. IV.
- Wagener W. W.* Longevity under adversity in conifers. — *Science*, 1954, vol. 119, N 3103.
- Walter H.* Teoretische Betrachtungen über die Beziehungen der Mitscherlich'schen Produktionskurve und des Weber—Fechnerschen Gesetzen zum Massenwirkungsgesetz. B., 1924.
- Wardlaw H. S.* Some aspects of the adaptation of living organisms to their environment. — *Smithsonian Rep. for.*, 1931/1932.
- Warming E.* Oecology of plants. Oxford, 1909.
- Warming E.* Oecology of plants. Oxford, 1925.
- Weber E.* Grundriss der biologischen Statistik. Jena: G. Fischer. Verl., 1967.
- Weissmann A.* Über Dauer des Lebens. Jena, 1882.
- Whittaker R. H.* Net production relations of shrubs in the Great Smoky Mountains. — *Ecology*, 1962, vol. 43, N 3.
- Wiesner J.* Der Lichtgenuss der Pflanzen. Leipzig: Verl. W. Engelmann, 1907.
- Willcox O. W.* Principles of agrobiolgy or the laws of plant growth in relation to crop production. N. Y., 1930.
- Williams G. C.* Pleiotropy natural selection and the evolution of senescence. — *Evolution*, 1957, vol. 11, N 4.
- Witzleben von Beitrage zur Holzkultur. 1783.
- Woodworth C. M.* Inheritance of growth habit pod color and flower color in soybeans. — *J. Amer. Soc. Agron.*, 1923, vol. 15.
- Yeager A. F.* Determinate growth in the tomato. — *J. Hered.*, 1927, vol. 18, N 6.
- Young H. E., Kramer P. J.* The effect of pruning on the height and diameter growth of loblolly pine. — *J. Forestry*, 1952, vol. 50.

# ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ . . . . .	3
Глава 1	
<b>МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ОПТИМУМ</b> . . . . .	12
Явления возмещающей изменчивости у растений . . . . .	12
Литературный обзор . . . . .	12
Репродукция . . . . .	16
Взаимосвязи процессов репродукции и роста . . . . .	22
Взаимосвязи репродукции и продолжительности жизни . . . . .	37
Взаимосвязи репродукции и фаз онтогенеза . . . . .	38
Рост . . . . .	42
Взаимосвязи роста и продолжительности жизни . . . . .	46
Взаимосвязи роста и фаз онтогенеза . . . . .	53
Корреляции некоторых морфологических признаков у сортов гелениума осеннего . . . . .	56
Выводы . . . . .	74
Глава 2	
<b>ФИТОГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ОПТИМУМ И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ В ИНТРОДУКЦИИ РАСТЕНИЙ</b> . . . . .	77
Введение . . . . .	77
Обзор литературы . . . . .	83
Критерии биогеографического оптимума . . . . .	89
Границы зоны комфорта фанерофитов . . . . .	93
Зона прагматического оптимума для прироста древесины у сосны и березы в СССР . . . . .	118
Хронологический оптимум . . . . .	124
О методах определения оптимума . . . . .	158
Выводы . . . . .	161
Глава 3	
<b>НОРМА ПРИЗНАКОВ У РАСТЕНИЙ</b> . . . . .	163
Значение понятий типичного и нормы в биологии . . . . .	163
Типичные значения признаков вида и сорта гелениума осеннего . . . . .	169
Распределения величин признаков растений и их типичные значения . . . . .	185
Построение шкал балльной оценки . . . . .	200
Применение показателя атипичности для идентификации особи по комплексу признаков . . . . .	223
Норма пропорциональности в ландшафтной архитектуре . . . . .	225
Выводы . . . . .	235
<b>ЗАКЛЮЧЕНИЕ</b> . . . . .	237
<b>ЛИТЕРАТУРА</b> . . . . .	258

Геннадий Николаевич  
Зайцев

**ОПТИМУМ  
И НОРМА  
В ИНТРОДУКЦИИ  
РАСТЕНИЙ**

Утверждено к печати  
Московским обществом  
испытателей природы

Редактор издательства  
Э. Н. Николаева

Художественный редактор  
М. В. Версоцкая

Технический редактор  
Р. М. Денисова

Корректоры  
Г. Н. Джисова, Т. С. Козлова

**ИБ № 27003**

Сдано в набор 04.10.82

Подписано к печати 16.02.83

Т-05126. Формат 60×90<sup>1/16</sup>

Бумага книжно-журнальная

Гарнитура литературная

Печать высокая

Усл. печ. л. 17. Усл. кр.-отт. 17.13.

Уч.-изд. л. 18,9. Тираж 1450 экз. Тип. зак. 4321

Цена 2 р. 90 к.

Издательство «Наука»,  
117864, ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90

2-я типография издательства «Наука»,  
121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 10



## В ИЗДАТЕЛЬСТВЕ «НАУКА» ГОТОВЯТСЯ К ПЕЧАТИ

---

### ЦВЕТОЧНО-ДЕКОРАТИВНЫЕ ТРАВЯНИСТЫЕ РАСТЕНИЯ

3 р. 50 к.

Книга представляет собой справочное издание по итогам интродукции декоративных травянистых растений, изученных в Главном ботаническом саду АН СССР за 20 лет. Всего описаны 181 род, 335 видов и 2290 сортов из 56 семейств. По каждому растению указаны сроки цветения, декоративные и хозяйственно-биологические признаки, приведены данные о применении растений в декоративном садоводстве. Выделены перспективные формы.

Для интродукторов, ботаников и любителей-цветоводов.

---

### ДРЕВЕСНЫЕ РАСТЕНИЯ В ПРИРОДЕ И КУЛЬТУРЕ

2 р. 60 к.

В сборнике обобщены материалы многолетних наблюдений за древесными растениями в Главном ботаническом саду АН СССР. Освещены результаты работы по интродукции древесных растений разных групп, а также результаты применения методов анатомии, гистохимии и экспериментальной генетики для изучения интродуцируемых растений, прежде всего их зимостойкости. Проведено сравнение некоторых показателей развития растений при интродукции и в природе. Даны рекомендации по вопросам озеленения Москвы.

Для ботаников, растениеводов, озеленителей.

---

Книги можно предварительно заказать в магазинах Центральной конторы «Академкнига», в местных магазинах книготоргов или потребительской кооперации.

Для получения книг почтой заказы просим направлять по адресу: 117182 Москва, Мичуринский проспект, 12, магазин «Книга — почтой» Центральной конторы «Академкнига»; 107346 Ленинград, Петроаводская ул., 7, магазин «Книга — почтой» Северо-Западной конторы «Академкнига» или в ближайший магазин «Академкнига», имеющий отдел «Книга — почтой».

- 460001 Ашхабад, ул. Фурманова, 21/27 («Книга — почтой»);  
370065 Баку, ул. Джалалидзе, 18 («Книга — почтой»);  
320083 Днепропетровск, проспект Гагарина, 34 («Книга — почтой»);  
734001 Душанбе, проспект Ленина, 66 («Книга — почтой»);  
375002 Ереван, ул. Туманяна, 31;  
664033 Иркутск, ул. Лермонтова, 289;  
252030 Киев, ул. Ленина, 42;  
252030 Киев, ул. Пирогова, 2;  
252142 Киев, проспект Вернадского, 29;  
252030 Киев, ул. Пирогова, 4 («Книга — почтой»);  
277012 Кишинев, проспект Ленина, 148 («Книга — почтой»);  
343000 Краматорск Донецкой обл., ул. Марата, 1;  
660048 Красноярск, проспект Мира, 84;  
443002 Куйбышев, проспект Ленина, 2 («Книга — почтой»);  
191104 Ленинград, Литейный проспект, 57;  
196164 Ленинград, Таможенный пер., пер. 2;  
196034 Ленинград, В/О. В линия, 16;  
220012 Минск, Ленинский проспект, 72 («Книга — почтой»);  
103008 Москва, ул. Горького, 10а;  
117312 Москва, ул. Вавилова, 65/7;  
630078 Новосибирск, Красный проспект, 61;  
630090 Новосибирск, Академгородок, Морской проспект, 22 («Книга — почтой»);  
142282 Пушкино, Московская обл., МР, «В», 1;  
620161 Свердловск, ул. Мамина-Сибиряка, 137 («Книга — почтой»);  
700028 Ташкент, ул. Ленина, 78;  
700100 Ташкент, ул. Шота Руставели, 43;  
700187 Ташкент, ул. Дружбы народов, 6 («Книга — почтой»);  
634050 Томск, наб. реки Ушайки, 18;  
450058 Уфа, ул. Р. Зорге, 10 («Книга — почтой»);  
450025 Уфа, ул. Коммунистическая, 49;  
720001 Фрунзе, бульвар Дзержинского, 42 («Книга — почтой»);  
310078 Харьков, ул. Чернышевского, 87 («Книга — почтой»);